Die männliche Haploid-Generation von Pinus silvestris und ihre Beziehung zur Hohlkornbildung

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

genehmigt von der

Philosophischen Fakultät der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Gerhard Vogel

aus Halberstadt

Tag der mündlichen Prüfung: 12. Dez. 1935

Tag der Promotion: 6. Mai 1936

1936

Druck: Triltsch & Huther, Berlin

Referenten: Prof. Dr. P. N. Schürhoff.

Prof. Dr. L. Diels.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meiner Mutter.

Inhaltsangabe:

Seite

I. Einleitung 5

II. Hauptteil
a) Ergebnisse bisheriger Untersuchungen 7
b) Eigene Untersuchungen 15
1. Arbeitsmethode 15
2. Beschreibung des Mikrosporangiums 17
3. Kernteilungen der Pollenmutterzellen 18
a) heterotypische, ... 18
b) homöotypische Kernteilung 19
4. Entwicklung der Pollen bis zur Reife 20
5. Bestäubung 24
6. Pollenschlauchbildung und Entwicklung der in den Pollenschlauch eindringenden Kerne 25
7. Entwicklung der Samenanlage im 2. Jahre 28
8. II. Wachstumsperiode des ausgekeimten Pollenschlauches . . 30
9. Befruchtung 30
10. Proembryoentwicklung 31
11. Embryobildung (Frühstadium) 32
12. Das weitere Verhalten des zweiten Spermakerns 33
13. Kurzer Überblick und Vergleich meteorologischer Daten . 35
14. Untersuchungen am Hohlkorn und am fast reifen Vollkorn 37

III. Zusammenfassung der Ergebnisse 39

IV. Literaturverzeichnis 41

V. Erklärung der Figuren und 6 Bildtafeln 44

I. Einleitung.

Die Beweggründe, die der vorliegenden Bearbeitung von Pinus silvestris märkischer und französischer Herkunft zugrunde liegen, sind folgende:

Bei den Versuchen, die von der Waldsamenprüfungsanstalt an der Staatlichen Forsthochschule in Eberswalde unter Leitung von Herrn Professor Schmidt mit Kiefernsamen vorgenommen wurden, stellte sich heraus, daß in manchen Jahren bei ortsfremden Kiefernprovenienzen abnorm viel Hohlkorngehalt vorkam.

Über die Entstehung des Hohlkorngehaltes kann man bis jetzt noch nicht viel sagen. Wiedemann (63) ist der Ansicht, daß das gleichmäßige Verhalten der einzelnen Rassen unter verschiedenen klimatischen Bedingungen erst dann unterbrochen wird, wenn am Anbauort irgendwelche Gefahren, gegen welche sich die betreffende Rasse in ihrer Heimat nicht gerüstet hat, hervortreten. Er nennt vor allen Dingen stärkere Unterschiede in der Länge oder Wärme der Vegetationszeit, in der Sonnenbestrahlung (Hochgebirge, Tiefland), in Verdunstung, in der Schneemenge usw.

Eine der verschiedenen Möglichkeiten für diese Differenz im Hohlkorngehalt bei Kiefern verschiedener Herkunft könnte eine Kälteeinwirkung sein, die sich besonders bei Kiefernprovenienzen aus stark gegensätzlichen Klimaten bemerkbar macht. Wenn dies zuträfe, dann würde die Einwirkung wahrscheinlich während der allotypischen Kernteilungen eintreten, da diese Teilungen in besonderer Weise gegen Temperaturwechsel empfindlich sind und da sie ferner so zeitig eintreten, daß sie häufig noch von einer verspäteten Frostperiode erfaßt werden.

Grundlage dieser Vermutung sind die Angaben verschiedener Autoren.

Schürhoff (1926) berichtet folgendes: „Eine besondere Empfindlichkeit gegen Temperaturunterschiede scheinen die allotypischen Teilungen zu zeigen. Borgenstamm (1922) konnte die Angaben von Tischler und Juel (1900) über unregelmäßige Verteilung der Chromosomen bei den Reduktionsspindeln von Syringa chinensis, wahrscheinlich einem Bastard zwischen Syringa vulgaris und Syringa persica, nicht bestätigen. Beide allotypischen Teilungen verliefen normal. Als jedoch zur Zeit der Anlage der Pollenmutterzellen eine wesentliche Temperaturschwankung eingetreten war, fanden sich ähnliche Anomalien, wie die von Tischler und Juel beschriebenen vor. In dieser Richtung angestellte Versuche ließen ferner den Einfluß der Temperatur auf die Reduktionsteilung für erwiesen gelten."

Ähnliche Versuche — mit Kältesturz — (um 20 °) stellte Michaelis (38) bei Epilobium an. Der normale Chromosomensatz ließ

sich auch auf diese Weise vermehren oder vermindern. Man nimmt an, daß die Zwergpollen der Bastarde ebenfalls durch äußere Einflüsse entständen, da die Bastarde wohl nur empfindlicher seien. Hingegen ist Schürhoff (1927) der Anschauung, daß das fast regelmäßige Vorkommen von Zwergpollen bei Bastarden durch innere Ursachen hervorgerufen sei, da es in jedem Jahr und auch bei stets guter, warmer Witterung festzustellen ist. Es können also innere und äußere Faktoren sich durch die gleiche Reaktion zu erkennen geben.

Daß durch anormale Temperaturen die Reifeteilungen bei Solanum tuberosum unregelmäßig verlaufen und infolgedessen Sterilität eintritt, gibt Stow (53) an.

Kawecka (33) beschreibt für verschiedene Oenothera-Arten die Abhängigkeit der Veränderlichkeit der Pollen (dünnwandige, dickwandige, verschrumpfte) von der Temperatur. Jedenfalls finden wir auch hier wieder Bastarde.

Zu den Kälteschädigungen haben wir wohl solche zu rechnen, die Pflanzen zeigen, welche in einem zu kalten Klima gezogen werden. Diese Schädigungen zeigen im Gegensatz zu Bastardpollen eine unvollkommene Tetradenbildung, so daß es zur Ausbildung tetraploider Pollen oder von Dyadenpollen kommt (vgl. Calycanthus, Artemisia dracunculus, Winterblüten von Pelargonium zonale usw.).

Falls nun die Ursachen für den oft abnorm hohen Hohlkorngehalt bei Pinus silvestris französischer Herkunft auf eine Kälteeinwirkung zur Zeit der allotypischen Teilung zurückzuführen wäre, so müßten wir hier gleichfalls anormale Pollenentwicklung feststellen können.

Leider war ich nicht in der Lage selbst Versuche mit extremen Kältegraden an dem verschiedenen Material anzustellen. Ich glaube aber, daß ich trotzdem zu einem sicheren Urteil gelangen konnte, da ich Material aus verschiedenen Jahren beobachtete.

Diese Arbeit stellt einen Versuch dar, irgendwelche Anhaltspunkte zu erlangen, auf denen weitere — für die Forstwirtschaft äußerst wichtige — Untersuchungen aufbauen könnten.

Vorliegende Untersuchungen der männlichen Haploidgeneration von Kiefern französischer und märkischer Herkunft wurden mir von Herrn Professor Dr. Schürhoff zur Aufgabe gestellt, dem ich hierfür wie auch für das rege Interesse, das er an allen wichtigen Fragen meiner Arbeit genommen hat, meinen besonderen Dank ausspreche.

Desgleichen bin ich dem Direktor des Botanischen Museums, Herrn Professor Dr. Diels, für die Überlassung eines Arbeitsplatzes wie auch für die Erlaubnis zur Benutzung der Bibliothek zu größtem Dank verpflichtet. Ebenso danke ich Herrn Professor Dr. Schmidt, Eberswalde, für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegengebracht hat. Gleichfalls bin ich auch Herrn Professor Dr. Schubert, Eberswalde, für die Angabe der meteorologischen Daten zu besonderem Dank verpflichtet.

II a) Ergebnisse der bisherigen Untersuchungen:

Eine Beschreibung der Haploidgeneration verschiedener Pinus-Arten (strobus, resinosa, austriaca, rigida und montana var. uncinata) gibt Ferguson (20). Verfasserin beschäftigt sich besonders mit der Entwicklung von Pinus strobus und Pinus rigida, von der Archesporentwicklung ausgehend bis zur Befruchtung.

Hofmeister (27) beobachtete das Pollenmutterzell-Entwicklungsstadium bei Pinus silvestris Ende November. Coulter und Chamberlain (12) sahen bei Pinus silvestris Pollenmutterzellen sogar bereits im Oktober. Ferguson fand die Pollenmutterzellen Ende April des folgenden Jahres vor. Chamberlain (9) beobachtete die Reduktionsteilung bei Pinus laricio Anfang Mai.

Angaben über die Haploidchromosomenzahl von Pinus silvestris finden wir bei Strasburger (58) und Blackman (4). Strasburger gibt als erster die Haploidzahl 12 an; er macht jedoch keine näheren Angaben darüber, wie er diese Zahl feststellte. Blackman bringt gleichfalls nur die Zahlenangabe und scheint demnach die diesbezüglichen Angaben Strasburger's übernommen zu haben. Dixon (16) gibt die Zahlen der Chromosomen im Prothallium von Pinus silvestris mit 8, die der Archegonwände mit 8, 12, 24 an.

Ferguson und Lewis (37) berichten über allotypische Teilungen verschiedener Pinusarten. Lewis untersuchte — wie Ferguson — Pinus strobus u. austriaca. Lewis setzt sich im Gegensatz zu den Beobachtungen Ferguson's dafür ein, daß während der homöotypischen Teilung vor Ausbildung der Äquatorialplatte das Spirem „singly formed" bleibt, und daß nicht zuvor noch eine Längsspaltung erfolgt.

Chamberlain (9) zeigt Pinus laricio von der Tetradenteilung der Pollen bis zur Entwicklung von Stiel- und Antheridiummutterzelle.

Wir finden normalerweise im reifen Pollenkorn 2 degenerierte Prothalliumzellen, 1 spermatogene Zelle und die vegetative Zelle vor. Außerdem besitzt das reife Pollenkorn noch 2 Luftsäcke, — Strasburger und Hillhouse (60) betrachten die am reifen Pollen ausgebildeten Luftsäcke als umgewandelte Exine, während Ferguson (20) der Ansicht ist, hier werde nur der Zusammenhang der Exine durchbrochen.

Eine Beschreibung des reifen Pollenkorns von Pinus silvestris finden wir bei Strasburger (59). Verfasser geht jedoch nicht näher auf die Entstehung des Pollens selbst ein.

Nach Ferguson soll bei den von ihr untersuchten Pinusarten die Abtrennung der Prothalliumzellen erst erfolgen, wenn der Pollen seine volle Größe erreicht hat.

Angaben über die Größenverhältnisse verschiedener Pinusarten finden wir bei Hörmann (29), der feststellte, daß eine Unterscheidung verschiedener Pinusarten durch Pollenmessung durchaus möglich sei. Er fand für Pinus silvestris eine Durchschnittsgröße von 60—62 μ.

Nach erfolgter Ausreifung bestäuben die Pollen den weiblichen Zapfen, um dann hier auszukeimen. Es wurden hierüber auseinandergehende Beobachtungen gemacht. Hofmeister (28) fand bei Pinus silvestris, daß Pollenschlauchbildung erst nach mehrwöchiger Ruhe Anfang Juni stattfände. Strasburger (58) nimmt an, daß die Pollenschlauchbildung sofort nach erfolgter Bestäubung erfolgt. Abweichend hiervon konnte Harvey (23) feststellen, daß bei Pinus silvestris auch bereits vor dem Ausstäuben der Pollen eine Keimung des Pollenschlauches einsetzen könne. Harvey sammelte ungefähr 10 Tage vor der Bestäubung Material. Bei 1—2 % der Mikrosporen zeigte der Pollenschlauch bereits eine Entwicklung und der Pollenschlauch hatte die Exine gerade bis zu 0,092 mm durchbrochen. Manchmal konnte er auch die Bildung von 2 Pollenschläuchen an entgegengesetzten Enden des Pollens beobachten.

Ferguson ist derselben Ansicht wie Strasburger und meint, Hofmeister habe wahrscheinlich die früheren Stadien der Keimung nicht entdecken können.

Grundlegend für die richtige Erkenntnis der Weiterentwicklung des gekeimten Pollens bei den Gymnospermen waren die Untersuchungen Belajeff's (2) an Taxus baccata und Juniperus communis. Strasburger (56) dehnte diese Untersuchungen auch auf Pinus silvestris aus und machte hier ebenfalls die Feststellung, daß der vegetative Kern sofort nach der Keimung in den Pollenschlauch überginge.

Nach Coulter und Chamberlain (12) allerdings soll der Pollenschlauchkern erst im folgenden April in den Pollenschlauch eintreten.

Die Teilung der 3. Prothalliumzelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle erfolgt bei Pinus silvestris nach meinen Untersuchungen meist im April des auf die Bestäubung folgenden Jahres. — Strasburger hat dieses Stadium nicht selbst beobachtet, er nimmt nur an, daß dieser Teilungsschritt gegen Ende Mai gemeinsam mit der Ausbildung der Archegonien im 2jährigen Zapfen erfolge. Dixon (16) sah diese beiden Zellen bei Pinus silvestris im April.

Ferguson (20) beobachtete große Zeitunterschiede hinsichtlich der Teilung der spermatogenen Zelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle selbst bei denselben Arten. Sie fand diese zwei Zellen bei einzelnen Arten bereits 2 Monate nach der Bestäubung, bei anderen erst Ende April vor. — Harvey (23) konnte 5 Monate nach erfolgter Bestäubung diese beiden Zellen bei Pinus silvestris noch nicht feststellen. Er ist hierüber sehr verwundert, weil er gelesen hatte, daß bei Pinus laricio diese beiden Zellen bereits 2 Monate nach der Bestäubung beobachtet werden konnten.

Der ausgekeimte Pollenschlauch muß seinen Weg durch das Nuzellusgewebe nehmen, um seiner Bestimmung gemäß zu den Archegonien zu gelangen.

Dixon (16) beobachtete bei Pinus silvestris, daß das Wachstum des Pollenschlauches während der Periode vom 26. März bis zum 12. Mai nur sehr langsam erfolgte und gibt das harte Nuzellusgewebe, durch das sich der Pollenschlauch den Weg bahnen muß, als Ursache an.

Wie Miyake (39) über Abies balsamea berichtet, ist das mechanische Vordringen des Pollenschlauches nicht allein Schuld an der Zellvernichtung, sondern es wirkt hier ein vom Pollenschlauch abgesondertes Enzym mit. Miyoshi (40) fand, daß das Ovulum eine Flüssigkeit absondert, die den Pollenschlauch anlockt. Hirase (26) machte bei Gingko dieselbe Beobachtung.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wandern Stiel- und Antheridiummutterzelle in den Pollenschlauch hinein. Hier teilt sich die Antheridiummutterzelle in die beiden Spermakerne, die ungleich groß sind und in gemeinsamer Zytoplasmamasse liegen.

Nach Dixon's Angaben über Pinus silvestris erfolgt die Bildung der beiden Spermazellen noch im Pollenkorn selbst und zwar soll sich die Antheridiummutterzelle in dem auf dem Nuzellus ausgekeimten Pollen vor ihrem Eintritt in den Pollenschlauch teilen.

Ferguson (20) gibt an, die Teilung des Kernes erfolge, wenn die Antheridiummutterzelle in den Pollenschlauch passiert sei und sich noch in dem oberen toten Teil des Nuzellus befände.

Diese beiden aus der Antheridiummutterzelle hervorgegangenen Spermakerne sollen nach Dixon bei Pinus silvestris gleich groß sein. Die gleiche Beobachtung machte Chamberlain bei Pinus laricio. Ferguson jedoch beobachtete bei Pinus strobus nur ungleich große Spermakerne.

Cutting (14) betrachtet die Ausbildung gleicher Spermazellen als primitives Kennzeichen einer Art, während er die Ausbildung ungleicher Kerne ohne Zellwand für fortschrittlich ansieht. Er ist weiter der Ansicht, die Reduktion der männlichen Zellen stände in Beziehung zu der geringen Anzahl der ausgebildeten Archegonien. Dort, wo diese zahlreich seien, wie bei Juniperus und Sequoia, wären auch die Spermakerne von gleicher Größe. Während bei Pinus, wo nur ein Archegon vom Pollenschlauch befruchtet werden könne, die Kerne ungleich ausgestaltet wären und nur der größere die Fähigkeit zur Befruchtung hätte. Cutting schließt hieraus, daß die Reduktion der weiblichen Zellen von Einfluß auf die Ausbildung der männlichen Zellen sei.

Die beiden Spermakerne bleiben bei Pinus silvestris zunächst in gemeinsamer Zytoplasmahülle, bis sie ins Archegon gelangt sind. Blackmann (4) dagegen sah bei Pinus silvestris einen jeden Spermakern von eigener Plasmahülle umgeben im Pollenschlauch liegen. Ferguson (18. Fig. 212) hingegen zeigt in einer Abbildung von Pinus

strobus, wie die Spermakerne in gemeinsamer Zytoplasmaumhüllung liegend, in das Ei eindringen.

Blackman (4) stellte für Pinus silvestris fest, daß nicht — entgegen früheren Annahmen — der ganze Pollenschlauch in das Ei eindrang, sondern, daß nur der Inhalt des unteren Pollenschlauches in das Zytoplasma des Eies eindrang. Dixon (16) beobachtete schon früher den richtigen Vorgang; er nahm jedoch das Vorhandensein von Centrosomen an.

Coulter (11) veröffentlicht Arbeiten seiner Schüler und führt aus, daß bei Pinus banksiana das Eindringen der Kerne nicht festgestellt werden konnte; desgleichen soll der männliche Sexualkern beim Eintritt in das Archegon schwer zu identifizieren sein.

Über die Befruchtung bei Pinus silvestris berichtet Blackman (4), der beobachtete, daß sich beide Kerne — Spermakern und Eikern — dicht aneinander legen, ohne aber zunächst die Membran zu durchdringen. In diesem Zustande bereiten sich beide Kerne auf die bevorstehende Teilung vor. Es erfolgt eine vollkommene Vereinigung von 2 Zellen, indem sich Zytoplasma mit Zytoplasma und Kern mit Kern vereinigen. Nach Lewis (37) sollen im Stadium der Kernplatte bei Pinus strobus männliche und weibliche Chromosomen nicht mehr zu unterscheiden sein. Ferguson (20) fand das Plasma des Spermakerns dichter als das des Eikerns.

Saxton (43) beobachtete bei Pinus pinaster sowohl Parthenogenesis wie auch normale Befruchtung.

Ferguson (20) beschreibt die Makrosporenmutterzellen von Pinus strobus und stellt fest, daß dieselben Anfang Juni des ersten Jahres ihre volle Größe erlangt hatten und zur Kernteilung schritten. Bei der darauf folgenden zweiten Teilung treten meistens beide Kerne in das Teilungsstadium ein, oft jedoch auch nur einer. Das Ergebnis ist eine Reihe von 4 Makrosporen, von denen die unterste zum Prothallium wird, wogegen die andern allmählich degenerieren.

Chamberlain (9) beobachtete bei Pinus contorta einen Fall, in dem sich für die Makrosporenmutterzelle, die abortiert war, Gewebezellen ähnlich der Makrosporenmutterzelle ausbildeten.

Da wir bei einigen anderen Gymnospermen oft sehr ähnliche Verhältnisse antreffen können wie bei der Gattung Pinus, so halte ich es für erwünscht, auch hierüber einiges zu berichten.

Dieselbe Beobachtung wie Ferguson machte Herzfeld (24) bei Ephedra. Sie nimmt an, die unterste Makrospore entwickelte sich deshalb weiter, weil sie, dem Nahrungsstrom am nächsten liegend, die günstigste Position unter den Schwesterzellen einnähme.

Bezüglich der weiteren Entwicklung der Samenanlage bei Ephedra denkt Herzfeld, daß jede der in Richtung zur Mikropyle gelegenen plasmareichen großen Zellen die Fähigkeit besäße, sich zur Archegoniuminitiale zu entwickeln, und daß betreffs ihrer weiteren Ausbildung auch nur die mehr oder weniger günstige Lage zur Nahrungsquelle maßgebend wäre. Ferguson beschreibt die Archegonium-

initialen bei Pinus strobus als größere Zellen mit größeren Kernen und mehr Zytoplasma. Chamberlain beobachtete bei Pinus laricio die Archegoniuminitialen Anfang Juni, bei Pinus bancsiana jedoch bereits 10 Tage früher.

Blackman (4) stellte bei Pinus silvestris einen Kranz von Halszellen fest, der aus zwei Zellagen mit je 4 Zellen besteht. Dieselbe Beobachtung machte Mottier (41) und stellte sich damit in Gegensatz zu Strasburger, der nur eine Zellage hier annimmt. Ferguson beobachtete, daß die Anzahl der Halszellen bei verschiedenen Pinusarten ungleich waren. Sie fand nur bei Pinus austriaca und Pinus rigida gleichfalls zwei Lagen von je 4 Halszellen. Dixon und Blackman sahen bei Pinus silvestris, daß der durch Teilung des Zentralkerns — als Schwesterkern des Eikerns — entstandene Kern der Bauchkanalzelle noch sehr lange seine Chromosomenstruktur beibehielt. Dieselbe Beobachtung machte Ferguson bei Pinus strobus.

Nach Stopes und Fuji (52) erfolgt die Ernährung der Archegonien bei niederen Gymnospermen wie Cykas und Gingko durch das herangebildete Prothallium, dessen Reservestoffe mit Hilfe der Deckschichtzellen, die Drüsenzellen sind, gelöst werden und so für die sich entwickelnden Eizellen verwertbar gemacht werden. Goroschankin (21) zeigte, daß das Protoplasma von Deckschichtzellen und Ei miteinander in Verbindung stehen. Nach Arnoldi (1) dringen die Kerne der Deckschichtzellen selbst in das Gewebe ein.

Miyake (39) fand bei Abies, daß bei der Befruchtung fast der gesamte Inhalt des Pollenschlauchs in die Eizelle entleert wird.

Der größere Spermakern wandert zum Eikern, während die anderen Kerne degenerieren oder sich in seltenen Fällen zu teilen versuchen. Die Teilungsfiguren zeigen degenerative Veränderungen. Desgleichen wurde in einem Falle die Kopulation des zweiten Spermakerns mit einem Tochterkern des befruchteten Eikerns beobachtet.

Hutchinson (31) sah bei Abies balsamea, daß sich auch der Kern der Stielzelle noch einmal teilt und fand infolgedessen während des Proembryostadiums verschiedene „Extrakerne" im Archegon. Desgleichen stellte Hutchinson das Verschmelzen des zweiten Spermakerns mit dem Bauchkanalkern fest. Er gibt an, daß der Kern der Bauchkanalzelle durch die Zellwand in die Eizelle übertritt, sich hier vergrößert und mit einem der männlichen Kerne verschmilzt; durch zwei aufeinanderfolgende Teilungen bildet sich hieraus ein Zellkomplex, der von ihm als Bauchkanalproembryo bezeichnet wurde.

Herzfeld beobachtete bei Ephedra campylopoda mehrmals die Verschmelzung des zweiten Spermakerns mit dem Bauchkanalkern und hält Mißdeutungen für vollkommen ausgeschlossen. Sie nimmt an, daß es sich hier um eine doppelte Befruchtung handelt und meint, im Grunde sei es ja auch gar nicht erstaunlich, wenn der Bauchkanalkern, der als Schwesterkern phylogenetisch zum Eikern gehört,

bei seiner exponenten Lage an der Spitze des Archegons das Bestreben zeigt, den zweiten Spermakern an sich zu ziehen.

Herzfeld wertet diese Erscheinung als eine Analogie zur zweiten Kernverschmelzung der Angiospermen, aus der später das Endosperm hervorgeht.

Die Zahl der ausgebildeten Archegonien kann bei einzelnen Arten sehr verschieden sein. Mottier (42) fand bei Pinus austriaca am chalazalen Ende und an den Seiten Archegonien vor, so daß er in einem Ovulum 11 Archegonien zu zählen vermochte.

Hofmeister gab die ersten Berichte über die Entwicklung des Proembryo von Pinus strobus und Pinus abies. Strasburger erkannte die Anlage und Entwicklung des Proembryo in Zellagen. Blackman beobachtete die Proembryobildung bei Pinus silvestris bis zur Ausbildung der ersten 4 Kerne; er konnte jedoch die Zellwandbildung noch nicht hinreichend erklären. Ferguson findet, daß Zellwände bei Pinus strobus erst ausgebildet werden, wenn der Proembryo 8 Kerne geformt hat. Kildahl (35) beschäftigt sich besonders eingehend mit der Zellwandbildung des Proembryos bei Pinus laricio. Nach Ferguson soll immer erst die obere Zellage in Teilung treten. Nach Kildahl findet gewöhnlich die nächste Kernteilung in der oberen freien Lage statt, kann aber auch zuerst an der Basis eintreten.

Buchholz (6) stellte fest, daß als letzte Zellage die Suspensorzellen abgetrennt würden. Desgleichen fand er, daß die Suspensoren von Pinus silvestris kürzer seien als die der anderen Pinusarten.

Buchholz (5) machte aufschlußreiche Beobachtungen hinsichtlich der Embryoentwicklung verschiedener Pinusarten.

Die Meinungen früherer Autoren gingen sehr auseinander hinsichtlich der Frage, ob der sich entwickelnde Embryo von Pinus seine weitere Entwicklung einer Scheitelzelle verdanke oder nicht. Strasburger (56) wie auch Coulter (12) verneinen die Anwesenheit einer Scheitelzelle. Saxton, Hofmeister (28) und Buchholz sprechen sich für eine Scheitelzelle aus. Schleiden (44) war noch der Ansicht, daß der Pollenschlauch selber den Embryo bilde.

Wie Buchholz berichtet, können auch die Rosettenanlagen Embryonen ausbilden, die allerdings meist degenerieren. Buchholz kommt so zu dem Schluß, daß im günstigen Falle jedes Archegon also 8 Embryonen erzeugen könnte, was bei einer Anzahl von 6 befruchteten Archegonien 48 Embryonen ergäbe. Diese Zahl wäre allerdings noch nie erreicht worden, da vor allem die Rosette-Embryonen leicht abortierten.

Als Ausnahmeerscheinung zeigte Coulter (11) e i n e n jungen Embryo von Pinus laricio, der am Ende von zwei, bzw. vier Suspensoren sich entwickelt hatte.

Buchholz stellt bei den Abietineen eine Reihe auf mit Pinus — als niedern Typus — an dem unteren Ende der Entwicklungsreihe und Pseudotsuga am Anfang auf Grund des Vorkommens von Polyembryonie durch Spaltung des Proembryos, der Rosettenembryonen

und der Scheitelzelle; er sieht diese Merkmale als primitive Kennzeichen an.

Schürhoff (51) wertet die Anlage des Proembryos, sowie die Lagerung der Proembryozellen als von größter systematischer Bedeutung.

„Während wir bei Cycas und Gingko 256 Kerne vorfinden, bevor Zellwandbildung einsetzt, gehen bei Pinus silvestris nur 4 Kerne durch die freie Teilung aus dem befruchteten Eikern hervor. Weitere Reduktionen finden wir bei Ephedra (2), bei Gnetum keine (hier demnach völliges Übereinstimmen mit den Angiospermen, wo auch gleich nach der ersten Teilung der Eizelle eine Wand angelegt wird)."

Buchholz (5) untersuchte den Embryo von Pinus bancsiana und Pinus laricio; er beobachtete, daß das Wachstum der Scheitelzelle des Embryo aufhörte, sobald dieser eine Größe von 500—700 Zellen erreicht hat.

Die zylindrische Masse der Zellen vergrößert sich. Die Zellen in Höhe der Spitzen organisieren sich in einem Bogen, unter diesem Bogen bildet sich das Plerom aus. Außerhalb des Bogens bildet sich das Periblem aus, das am dicksten auf der Suspensorseite ausgebildet wird, wo es sich mit dem Gewebe der massiven Wurzelkappe trifft. Die Stammspitze ist in älteren Embryonen als kleine Erhöhung dort erkennbar, wo vorher die Scheitelzelle gelegen war. Es entstehen die Kotyledonenprimanen, die zahlenmäßig den Kotyledonen entsprechen. Die Zahl ist nicht konstant (3—7). Manchmal findet durch einseitig stärkeres Wachstum oder Zusammenwachsen eine zygomorphe Ausbildung von Kotyledonen statt. Bei Pinus bancsiana besteht die Tendenz, die Kotyledonen zurückzubilden — bis auf 3 im reifen Embryo. Bei Pinus laricio wurde die Tendenz nicht festgestellt und oft 10 Kotyledonen beobachtet. Die Gliederungen des späteren Embryos erscheinen in folgender Reihe: Plerom — Spitze der Wurzel, Periblem und Wurzelkappe, Stammspitze und Kotyledonen.

Wie Schmidt (45) berichtet, prüfen Wybeck-Stockholm und die finnische Versuchsanstalt durch Aufschneiden des Samens, welche Länge der Embryo im Verhältnis zur Gesamtsamenlänge hat. Beträgt der Anteil unter 80 %, so ist der hochnordische Kiefern- und Fichtensamen infolge ungünstiger Jahreswitterung nicht ausgereift, was in Lappland und Finnland vorkommt. Die Keimkraft ist dann nur schwach.

Dengler (15) berichtet über künstliche Bestäubungsversuche bei Kiefern. Bei stärkerer Verschiedenheit der Heimatklimate (Franzosen, Schotten, Südrussen) konnte er abnorm frühe Mannbarkeit beobachten.

Ausgesprochene Unterschiede in der Blütezeit wurden zwischen verschiedenen Provenienzen beobachtet. Weibliche Franzosen erschienen am 20. V. 27. — Bestäubung erfolgte am 30. V. 27. Der

Zeitpunkt liegt gegenüber den Märkern um 5 Tage zurück. 1928 betrug der Unterschied 14 Tage; wogegen 1929 die Blütenreife fremder Provenienzen trotz anfänglichen Zurückbleibens ausgeglichen ist am 25. V. 29.

Pinus silvestris und Pinus montana können sich selbst bestäuben. Jedoch liegt der Vollkornprozentsatz bei Fremdbestäubung höher als bei Selbstbestäubung (3—7 fach). Daraus wird zu entnehmen sein, daß im Falle der Selbstbestäubung bei der Verschmelzung der Sexualzellen oder der beginnenden Embryobildung häufiger irgendwelche Störungen aufreten, die die Bildung des Vollkorns erschweren oder unterbinden. Es fällt auf, eine wie große Fruchtbarkeit die Pfälzer, Märker und die Bergkiefer gegenüber Schotten und Franzosen zeigen, die in allen Punkten (Zapfenansatz, Kornbildung und Vollkornprozent) hinter den ersteren stark zurückbleiben. Extreme Ortsfremdheit kann also Produktion an keimfähigen Körnern abnorm herabdrücken. Dieselbe Erscheinung wurde an eingeführten Douglasien festgestellt.

Jugend des Mutterstammes scheint bei Kiefern nicht in dieser Richtung zu wirken, denn es wurde bei Altstämmen 65 % Hohlkorngehalt und bei 20jährigen Stämmen normaler Hohlkorngehalt in % festgestellt.

Bei den Märkern wurden 86 % Vollkorn beobachtet; bei den Franzosen dagegen nur 51 %.

Hoher Taubkornprozentsatz ist eine Begleiterscheinung von Selbstbestäubung.

Nach Angaben von Schmidt (45) betrugen die Hohlkorngehalte der Ernte aus den Entwicklungsjahren — Frühjahr 1926 bis Winter 1927/28 bei Kiefern der Choriner Provenienzflächen 30 %. Abnorm hoch war der Hohlkornanteil der Südfranzosen mit 85 %.

Verschiedener Hohlkorngehalt
der Provenienzen im Anbauversuch Chorin,
Erntejahr 1927/28.

E. Eide (64) untersuchte norwegischen Kiefernsamen und beobachtete, daß hohe Niederschläge während der Bestäubungszeit viel leeren und etwas toten Samen lieferten.

Ostwald (65) berichtet über Frostschäden im ostpreußischen Walde in den Wintern 1927/28 und 1928/29. Er stellte fest, daß im Winter 1927/28 vor allem dadurch Frostschaden entstanden sei, daß im Monat März eine Kältewelle (bis zu — 19 ° C) einsetzte, die den Boden tief frieren ließ. Im April trat starke Erwärmung hinzu, so daß die Vegetationstätigkeit angeregt wurde, und den Pflanzen bei fehlender Wasserzufuhr alle Feuchtigkeit entzogen wurde. Die Folge war, daß die Pflanzen durch Frostdürre ganz schwer geschädigt wurden. Der strenge Winter 1928/29 soll sich dagegen nicht so schädigend ausgewirkt haben.

IIb) Eigene Untersuchungen:

1. Arbeitsmethode.

Das Material zu den Untersuchungen habe ich auf Anregung des Herrn Professor Schmidt von der Staatlichen Forsthochschule in Eberswalde in den dortigen Versuchsanlagen gesammelt.

Wertvolle Unterstützung fand ich beim Sammeln der Kiefernblüten durch Herrn Dipl.-Forstwirt Puttendörfer.

Die gesammelten männlichen wie auch weiblichen Zapfen stammen aus den Jahren 1931—1935.

Das Material aus den Jahren 1931 und 1932 war nur mit Unterbrechungen gesammelt und wurde mir von Herrn Puttendörfer freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

Das Untersuchungsmaterial der französischen Provenienz wurde von Kiefern entnommen, deren Samen aus Südfrankreich bezogen wurde und die dann 1907 im Versuchsgebiet der Forstl. Hochschule Eberswalde gezogen wurden. Herkunftsort dieser „Süd-Franzosen" ist Dent du Longres Haute Loire mit der geographischen Lage: Länge 3,07 ° östl.; Breite 44,58 °; Meereshöhe 1140 m. Die untersuchten Märker entstammen den Oberförstereien Chorin und Biesenthal: Länge 14,10 ° östl.; Breite 52,50 °; Meereshöhe 40 m.

Beim Klima von Eberswalde handelt es sich um ein halbarides Flachlandklima mit etwa 550 mm Jahresniederschlag.

Um nicht evtl. individuelle Eigenschaften zu verallgemeinern, wurde Material von verschiedenen Bäumen verarbeitet.

Fixierung.

Das gesammelte Material wurde sofort an Ort und Stelle fixiert. Von den verschiedenen ausprobierten Fixierungsflüssigkeiten,

Chrom-Essigsäure, Sublimatlösung, absolutem Alkohol und Carnoy-Lösung, bewährte sich am besten die Carnoy-Lösung, weil das hiermit fixierte Material die schönsten und schärfsten Bilder lieferte.

Nach dem Fixierungsvorgang stieß ich auf eine ernstliche Schwierigkeit, da die Samenschale — besonders der zweijährigen Zapfen — sich beim späteren Schneiden mit dem Mikrotom als recht spröde erwies und die Schnitte infolgedessen immer wieder ausplatzten.

Eine weitere Härtung der verholzten Teile suchte ich dadurch zu vermeiden, daß ich den Wasserentziehungsprozeß in verschiedenprozentigen Alkoholen möglichst verkürzte.

Der beste gefundene Weg zur Erlangung schneidbaren Materials war schließlich folgender: Die zweijährigen Zapfen werden nach dem Sammeln möglichst bald und in möglichst kleinen Stücken in Carnoy-Lösung fixiert, dann in 80, 90, 95-prozentigem Alkohol entwässert, einen Tag in Alk.-Benzol, mehrere in Phenol-Benzol und schließlich in reinem Benzol stehen gelassen; darauf — nachdem an einer Seite die Samenschale abgeschnitten war, damit auch das Innere der Samen vom Öl gut durchdrungen werden konnte, in Zedernöl eingebettet und für zwei Tage bei einer Temperatur von 35 ° in den Thermostaten gestellt; hierauf erfolgte Einlegung in Paraffin von 52 ° Schmelzpunkt. Nach 2 Tagen wurde das Material eingebettet und mit dem Schneiden konnte begonnen werden. Das Schneiden geschah mittels eines Schlittenmikrotoms. Die Pollen wurden 5 μ stark und die weiblichen Zapfen 7,5 μ geschnitten.

Färbung.

Zum Färben bewährte sich am besten eine 0,5 prozentige Hämatoxylinlösung, die in Verbindung mit einer Orange G.-Lösung — zur besseren Sichtbarmachung der Plasmastrukturen — benutzt wurde. Differenziert wurde mit einer 4 prozentigen Eisenalaunlösung.

Beim Färben der Schnitte mußte je nach dem Entwicklungsstande des Objektes durchaus individuell vorgegangen werden.

Die jüngsten männlichen Stadien, deren Chromatinsubstanzen das gebotene Hämatoxylin recht begierig aufsaugten, wurden höchstens drei Stunden der Einwirkung der färbenden Flüssigkeit ausgesetzt, da sie sich sonst viel zu schlecht differenzieren ließen. Die reiferen Pollen dagegen lieferten die schönsten Abbildungen, wenn sie 12 bis 18 Stunden dem Einfluß der Hämatoxylin-Lösung ausgesetzt wurden.

Die Makrosporangien lieferten bereits nach einer einstündigen Farbeinwirkung die prächtigsten Bilder.

Der Einwirkung von Orange G. wurden die Objekte ungefähr 10 Minuten ausgesetzt. Hierauf wurden die Objekte mit verschiedenprozentigen Alkoholen entwässert und kamen dann in Xylol.

2. Das Mikrosporangium.

Im Laufe des Monats Oktober können wir in der Umgebung von Eberswalde das erste Erscheinen der männlichen Zapfen von Pinus silvestris wahrnehmen.

Zytologisch interessiert uns am meisten das Entstehen der Pollenmutterzellen, jedoch halte ich es des besseren Verständnisses wegen für erwünscht, auch ein Überblicksbild über den gesamten Habitus des Mikrosporangiums zu geben.

Die Wandung des jungen Pollensackes besteht aus vier Zellagen, die nach dem Innern zu kleiner werden. Eine Lage Tapetenzellen liegt in Berührung mit dem Archespor dazwischen. Auffallend bei diesen Wandzellen sind die überaus großen Kerne. Die Anlage des Archesporgewebes ist vor Beginn des Winters entwickelt. Hieraus gehen im nächsten Frühjahr — meist gegen Ende April — die Pollenmutterzellen hervor.

Die erste Wachstumsperiode des Mikrosporangiums ist in den Jahren mit gewöhnlichen Temperaturen Ende November beendet, sie findet erst mit Frühlingsbeginn ihre Fortsetzung, um schließlich ein Vielfaches der einstigen Größe zu erreichen.

Wir können schon jetzt eine Veränderung im Aussehen der Zellwände des Pollensackes beobachten.

Die äußere Zellschicht hat sich mit einer harzartigen Masse gefüllt und dafür die Kerne verloren. Die inneren Zellagen haben sich nach außen gedehnt und den Zytoplasmagehalt verringert.

Schwer läßt sich das Tapetum von den im Frühstadium befindlichen anderen Geweben unterscheiden; erst im Frühjahr, wenn die Pollenmutterzelle in der heterotypischen Teilung begriffen ist, ist eine Unterscheidung möglich. Eine beträchtliche Vergrößerung erfahren die Tapetenzellen während der späteren Teilungsstadien der Pollenmutterzellen. Das Zytoplasma der Zellen wird sehr dicht, und außerdem lassen sich bis 4 Nukleoli in jedem Zellkern feststellen. Diese Zellen teilen sich mitotisch, was aus der Bildung karyokinetischer Figuren hervorgeht. Ihre größte Ausdehnung haben sie erreicht, wenn die jungen Pollen frei werden. Jetzt werden sie kleiner, um schließlich ganz zu verschwinden, da sie den Pollen als Nahrung dienten.

Sobald im Frühjahr die Temperaturen ansteigen, setzen die Zellteilungen des Archespors ein. Die Archesporzellen, die erst von den Wandzellen kaum zu unterscheiden waren, sind jetzt größer als diese und verfügen auch über dichteres Zytoplasma und größere Kerne. 1933 hörten die mitotischen Teilungen des Archespors Mitte April auf; kurze Zeit darauf begannen die heterotypischen Teilungen.

Ich beobachtete die Pollenmutterzellen bei Pinus silvestris französischer und märkischer Herkunft in der Zeit vom 25. bis 30. April 1933, während ich 1934 dieselbe Beobachtung in dem am 2. April gesammelten Material machen konnte. 1934 lagen die Temperaturverhältnisse insofern günstiger, als wir in diesem Jahre Temperatur-

verhältnisse hatten, wie sie nach Auskunft von Herrn Professor Dr. Schubert (Meteorolog. Station, Eberswalde) seit über hundert Jahren nicht mehr vorgekommen waren. Die Sonnenscheindauer betrug in Eberswalde in allen Sommermonaten von April bis September 1934 über 200 Stunden und überstieg trotz der trüben Witterung gegen Jahresende im ganzen Jahre 1934 den normalen Wert um 300 Stunden. Die Temperaturen lagen in allen 12 Monaten des Jahres über dem Durchschnitt.

Es scheint demnach festzustehen, daß die Entwicklung der Pollenmutterzellen nicht nur von der Jahreszeit, sondern vor allem auch von den Temperaturverhältnissen abhängig ist.

3 a) Die heterotypische Teilung bei Pinus silvestris märkischer Herkunft:

Beim Eintritt der heterotypischen Teilung hat die Pollenmutterzelle ihre endgültige Größe erreicht; das Zytoplasma hat eine fast körnige Struktur angenommen, und in jedem Zellkern finden wir 3—4 Nukleoli. Die die Pollenmutterzelle einschließenden Wände haben sich beträchtlich verdickt.

Geringe Veränderungen im Kern zeigen uns den Eintritt der Prophase der heterotypischen Teilung an. Das Chromatinnetz zieht sich zusammen, die Fäden werden dicker und die Maschen kleiner. Dieser Vorgang setzt sich fort, bis das Netzwerk eine kompakte Masse bildet, die sich an einer Seite des Kernes anlagert. Wahrscheinlich sind während der Synapsis die Nukleoli vollkommen eingeschnürt (Fig. 2).

Bei der langsamen Weiterentwicklung des im Synapsis-Stadium (Fig. 3) sich befindenden Kernes bemerkt man, daß ein breites, verschlungenes Spiremband an die Stelle der Netzstruktur getreten ist. Die zusammengeschlungenen Fäden gehen allmählich auseinander, bis sich die Kernhöhlung mit Spirem gefüllt hat, das aus einem breiten, unregelmäßig mit Chromatin durchsetzten Band besteht. Wegen der dichten Masse des Knäuels kann man schwer sagen, ob ein zusammenhängender Faden vorliegt oder nicht. Jetzt erfolgt Längsspaltung des Chromatinbandes, und man kann die Segmentierung des Spirems sehen.

Nach Beendigung der Längsteilung findet wieder eine Zusammenziehung der beiden Hälften statt. Hierdurch wird ein dichtes Gebilde geformt, in dem noch Spuren der früheren Längsteilung sichtbar sind. Wenig später verschwinden alle Anzeichen einer Teilung. Jetzt verdicken und verbreitern sich die Fäden; wahrscheinlich erfolgt Vereinigung benachbarter Fäden. Nach kurzer Ruhepause wird eine Querteilung sichtbar. Die Segmente verkürzen und verdicken sich, weichen auseinander und sind schließlich nur noch durch feine Fäden verbunden. Aber auch diese Fäden verschwinden, und schließlich liegen die Chromosomen frei in der Kernhöhlung.

Jedes Segment besteht aus zwei bestimmten, nebeneinander liegenden Chromosomen, jede Hälfte der Doppelchromosomen stellt

zwei Schwestersegmente vor, die bei der früheren Längsteilung gebildet und vereinigt wurden. Diese Vereinigung der Schwesterfäden läßt uns nach der beendigten Querteilung nur noch die halbe Chromosomenzahl wahrnehmen. Die Reduktionsteilung hat stattgefunden. Wir finden das für die Chromosomenzählung wichtige Diakinesestadium. Jetzt liegen die Gemini an der Kernwand verteilt. Größtenteils war ihre paarige Anordnung an der X- oder V-Form zu erkennen. In diesem Stadium scheint der Kern nur sehr kurze Zeit zu verweilen, da man selten diesen Zustand findet und er schnell zur ersten allotypischen Teilung übergeht.

Auf Grund zahlreicher vergleichender Zählungen war es mir möglich, bei Pinus silvestris mit Sicherheit 12 Gemini zu zählen. Diese Zahl können wir als die Haploid-Chromosomenzahl von Pinus silvestris betrachten (Fig. 4).

Auch Strasburger und Blackman führen diese Haploidzahl für Pinus silvestris an, sie machen jedoch keinerlei Angaben, wie diese Haploidzahl gefunden wurde. Die gleiche Haploidzahl stellten Ferguson und Lewis bei Pinus strobus und Pinus austriaca fest.

Gemeinsam mit der Chromosomenbildung ging die Auflösung der Kernwandung vor sich. Es entsteht ein Gewebe feiner Fäden, die zusammen mit körnigen Zytoplasmafasern in die Kernhöhlung dringen und an der Spindelbildung beteiligt sind. Nach völliger Entwicklung der achromatischen Spindeln wird das Plasma wieder gleichförmig.

Zugleich mit der Spindelbildung nehmen die Chromosomen ihre Stellung zur Äquatorialplatte ein (Fig. 5). Die Spindelfasern fassen die Chromosomen an ihren Anheftungsstellen. Es wird eine Längsspaltung bewirkt, und die beiden Hälften eines jeden Chromosomenpaares wandern zum entgegengesetzten Pol. Diese Bewegung ist allem Anschein nach auf das Zusammenziehen der Spindelfasern zurückzuführen.

An den Polen angelangt, sind die Chromosomen wieder kürzer geworden, aber noch deutlich zählbar. Jetzt, in der Telophase (Fig. 6) der heterotypischen Teilung, verlieren die Chromosomen nicht sofort ihre Gestalt, sondern durch allmähliche Deformation und indem sich benachbarte Segmente mit ihren Enden vereinigen, wird ein fortlaufendes Spirem gebildet. Unmittelbar hierauf erscheint wieder eine feine Kernmembran, das Spirem lockert sich, und durch Verzweigung entsteht ein feines Netzwerk. Durch extensives Wachstum wird ein großer Kern gebildet. Es steht somit fest, daß bei Pinus silvestris am Ende der heterotypischen Teilung Tochterkerne mit Kernwandung gebildet sind (Fig. 7).

3 b) Die homöotypische Teilung der Pollenmutterzelle von Pinus silvestris märkischer Herkunft:

Kurze Zeit nach der vollständigen Ausbildung der Tochterkerne wird die zweite Teilung eingeleitet. Die feinen Netzfäden werden entfernt, das Chromatin verliert sein körniges Aussehen und wird

auf dem Linin gleichmäßig verteilt. Schließlich ist an die Stelle des Kernnetzes ein breites, spirales Chromatinband getreten. Im Zytoplasma können wir jetzt achromatische Fäden feststellen, die eine multipolare Spindel bilden. Die Spindelfasern entstehen an einer Stelle, die sich senkrecht zur Achse der ersten Spindel befindet.

Ich selbst fand bei meinen Untersuchungen nur die voll ausgebildete Äquatorialplatte vor.

Nach Ferguson (20) soll bei Pinus strobus und Pinus austriaca vor der Ausbildung der Äquatorialplatte das Chromatinband in eine doppelte Reihe von Schnüren, die quer im Felde der Spindelfasern liegen, gespalten werden. Lewis (37) beobachtete eine solche Längsteilung bei Pinus strobus und Pinus austriaca nicht, sondern fand das Spirem „singly formed".

Die fertig gebildeten Schwesterchromosomen sehen wir dann in entgegengesetzter Richtung ihres Poles stehen. Die Spindelfasern erfassen die Chromosomen an den oberen Enden und ziehen sie an die entgegengesetzten Pole (Fig. 8 u. 9). In der Telophase der zweiten Teilung vereinigen sich die Chromosomen, indem sie sich mit ihren Enden verbinden und ein Spirem formen. Außer der Kernwandung finden wir jetzt die verzweigten Chromatinbänder und das Netzwerk des Ruhekerns vor (Fig. 10).

Lediglich in zeitlicher Hinsicht erschien mir die Entwicklung von Pinus silvestris märkischer Provenienz gegenüber der französischen Provenienz insofern etwas fortgeschrittener zu sein, als ich hier bezüglich der Gesamtentwicklung der Pollenmutterzellen die Beobachtung machen konnte, daß diese meist bereits das Telophasenstadium erreicht hatten, während die Pollenmutterzellen von Pinus silvestris französischer Herkunft zum größten Teil noch im späten Synapsisstadium verharrten.

Sonst konnte ich jedoch bei der französischen Provenienz auf Grund eingehender Beobachtungen weitgehende Übereinstimmung mit der oben beschriebenen allotypischen Kernteilung von Pinus silvestris märkischer Herkunft feststellen.

Wie bereits oben angeführt, fand ich die Pollenmutterzellstadien in dem während der Zeit vom 25. bis 30. April 1933 gesammelten Material vor, wogegen ich 1934 bei der französischen Provenienz diese Entwicklungsstadien in dem am 2. April gesammelten Material noch nicht vorfand, sondern erst in dem am 5. u. 7. April gesammelten Material.

4. Entwicklung der Mikrosporen bei Pinus silvestris märkischer Herkunft:

Nach der ersten Teilung der Pollenmutterzellen wird zwischen den Tochterkernen keine eigentliche Wand aufgerichtet; wohl aber kommt eine solche am Ende der homöotypischen Teilung zwischen den Kernen durch simultane Zellwandbildung zustande.

Während der zweiten Teilung wurde die ganze Zelle mit zusammenhängenden unregelmäßig verlaufenden Plasmafäden erfüllt. Hieraus entstanden zarte Wände, die die Mikrosporen entstehen ließen und voneinander abschlossen.

Bald verdickten sich diese Wände und vereinigten sich mit der inneren Wand der Sporenmutterzelle. Es erfolgt weitere Verdickung der äußeren Wand, mit der eine Verstärkung der die Tochterzellen trennenden Wandung parallel geht.

Nach kurzer Ruheperiode und weiterem Wachstum werden die Pollen durch Bersten der Wandung frei.

Die Entwicklung der Luftsäcke:

Jedes junge Pollenkorn erhält in der Mutterzelle ein abgeschlossenes Fach. Entsprechend der Intine und Exine des reifen Pollenkorns wird schon in der jungen Sporenwand eine Scheidung in eine äußere und eine innere Lage erkennbar. Allmählich erfolgt eine Ausdehnung der äußeren Wand an zwei seitlich gegenüberliegenden Stellen des Pollens. Auf jeder Sporenseite entsteht ein deutlich wahrnehmbarer Zwischenraum zwischen Exine und Intine; die Flügelbildung hat begonnen. — Durch Weiterentwicklung der Luftsäcke, Größerwerden der Pollen und vor allem wohl auch durch die eingeleitete Flügelbildung werden die Wandungen der jetzt zu engen Mutterzellen gesprengt.

Eine von mir sowohl bei Pinus silvestris märkischer wie auch französischer Herkunft angetroffene Erscheinung möchte ich noch hervorheben: Ich fand bei den jungen Pollen eine verschiedene Art der Entwicklung vor. Die jungen Pollen blieben zum Teil sehr lange im Zellverbande der Pollenmutterzellen eines Pollensackes, während im benachbarten Pollensack sich die jungen Pollen aus dem Plasmaverbande der Pollenmutterzellen befreit hatten und sich frei weiterentwickelten. (Fig. 58.)

Auch die Ausbildung der Luftsäcke war in zeitlicher Hinsicht nicht einheitlich. Während sehr oft die Entwicklung der Luftsäcke an den Pollen beendet war, ehe noch die erste Prothalliumzelle abgegeben wurde, fand ich häufig Pollen, bei denen bereits die zweite und dritte Proth.-Zelle abgetrennt war, ohne daß ich die geringste Spur einer Luftsackbildung entdecken konnte. (Fig. 12—17.)

Weiterentwicklung der jungen Sporen:

Nach Verlassen der Mutterzellen fangen die jungen Pollen an, sehr schnell zu wachsen. Es erfolgt eine unregelmäßige Verdickung der Zellwände. Besonders die gewölbte Rückenfläche des Pollens wird sehr verstärkt, nur dort, wo die Luftsäcke entstanden sind, erfolgt keine Weiterverdickung der Wände. Straßburger (56) beobachtete, daß die äußere Wand des Pollenkorns wie auch der Pollenmutterzellen eine deutliche Zellulosereaktion gibt, während diese Reaktion bei der Innenwand nicht einwandfrei zu erhalten ist.

Da von mehreren Autoren verschiedene Ausdrücke für die bei den Teilungen im Pollenkorn selbst und auch im Pollenschlauch entstehenden Zellen gewählt wurden, halte ich es zum besseren Verständnis der von mir benutzten Ausdrücke für erforderlich, eine diesbezügliche Aufstellung zu geben.

Durch Teilung des primären Kerns des Pollenkorns entstehen nacheinander die erste, zweite und dritte Prothalliumzelle. Die dritte Prothalliumzelle bezeichnen wir auch als spermatogene Zelle.

Diese teilt sich in Stiel- und Antheridiummutterzelle. Die Antheridiummutterzelle wird von anderen Forschern auch als Körperzelle und generative Zelle bezeichnet. Durch Teilung der Antheridiummutterzelle entsteht im Pollenschlauch die Spermazelle mit den zwei Spermakernen.

Als Restbestandteil des primären Kerns bleibt der Pollenschlauchkern erhalten (auch vegetativer Kern genannt).

Der einen großen Teil der Zelle ausfüllende Kern des Pollens ist in der Wachstumsperiode immer an der Rückseite des Pollens in zentraler Lage anzutreffen. Oftmals fand ich die ersten und auch die zweiten Prothalliumzellen bereits im Pollen vor, der sich noch vollkommen im Zellverbande der Mutterzelle befand.

Die Entstehung der Prothalliumzellen aus der einkernigen Zelle erfolgt durch mitotische Zellteilung (Fig. 13, 14, 20).

Der Kern gibt seinen Ruhezustand auf, und ein schönes, leicht geschlungenes Chromatinband erscheint (Fig. 12). Der Kern durchläuft alle Stadien der typischen Teilungsmethode, bevor es zur Bildung der beiden Tochterzellen kommt. Wir bekommen sehr schöne und für den Zytologen interessante Bilder zu sehen. Oft sieht man — besonders dort, wo die Luftsackbildung noch nicht begonnen hat und die jungen Pollen noch auf engem Raum zusammenliegen — die Kernteilungsfiguren in den verschiedensten Stadien.

Wie allgemein bekannt, bezweckt die mitotische Teilung des Kernes eine gleichmäßige Verteilung der Kernsubstanz auf die beiden Tochterzellen. Es ist eigenartig, daß im Gegensatz hierzu das Zytoplasma ungleichmäßig wird, da die Kerne der 1. Prothalliumzelle und der Scheitelzelle ungleich groß sind.

Nach vollständiger Ausbildung und Abgrenzung der 1. Prothalliumzelle tritt der Kern der Zelle wieder in das Ruhestadium ein, indem er ein feines Netzwerk formt; auch mehrere Nukleoli werden sichtbar. Hierauf erfolgt wieder Ausbildung eines Spirems, wie wir es bereits bei der Bildung der 1. Prothalliumzelle beobachtet haben. (Fig. 15).

Wir bemerken, daß die 1. abgestoßene Zelle zur Rückwand hingewandert ist. Zuerst sehen wir sie noch unverändert, bald aber beginnt sie zu degenerieren. Das Zytoplasma verschwindet, und der Kern ist sehr flach geworden. Indessen die Loslösung der 2. Prothalliumzelle weiterschreitet, hat dieser Kern alle Spuren seiner früheren Struktur verloren (Fig. 16, 17). Wir finden die Zelle als

dunkelgefärbten Körper der Rückwand der Spore anliegend, allmählich soweit zusammenschrumpfend, daß sie manchmal sogar nur sehr schwierig als schmale Linie zu erkennen ist (Fig. 23). Derselbe Vorgang wie bei der 1. Prothalliumzelle wiederholt sich im gleichen Sinne bei der 2. Prothalliumzelle während der Formung der 3. Prothalliumzelle. Nur wird die degenerierte 2. Prothalliumzelle meist etwas kleiner sein als die erste (Fig. 23).

Die aus der dritten Teilung der Scheitelzelle hervorgegangene Prothalliumzelle bleibt auch im reifen Pollenkorn bestehen und wird gewöhnlich als spermatogene Zelle bezeichnet. Diese ist immer beträchtlich kleiner als die vegetative Zelle.

Nach Abgabe der 3. Prothalliumzelle ist der Pollen reif zum Verstäuben (Fig. 23).

Diese letzteren Feststellungen stimmen mit den von Strasburger und Belajeff bei Pinus silvestris fast gleichzeitig gemachten Beobachtungen überein.

Sie fanden gleichfalls zwei desorganisierte Prothalliumzellen, eine kleine spermatogene Zelle und eine größere vegetative Zelle im reifen Pollenkorn vor.

Abweichend von den Beobachtungen Ferguson's konnte ich feststellen, daß der junge Kiefernpollen weitere Teilungen einzugehen vermag, bevor er zur vollen Größe ausgereift ist. Im Zytoplasma finden wir jetzt besonders viele Stärkekörner.

Die Entwicklung der Mikrosporen von Pinus silvestris französischer Herkunft erfolgt, soweit ich feststellen konnte, entsprechend derjenigen von Pinus silvestris märkischer Provenienz. Durch Bersten der Wandungen werden die jungen Pollen aus den Mutterzellen frei.

Oftmals werden die Luftsäcke erst ausgebildet, wenn sich die Mikrosporen bereits vollkommen aus dem Plasmaverbande der Mutterzellen losgelöst haben.

Es werden auch hier durch mitotische Kernteilungen aus der einkernigen Zelle des Pollenkorns nacheinander drei Prothalliumzellen abgespalten. Von diesen degenerieren zwei Zellen, während die dritte Zelle erhalten bleibt und dazu bestimmt ist, die Sexualfunktion des Pollenkorns zu übernehmen.

Die Pollenkörner von Pinus silvestris französischer Herkunft waren sehr regelmäßig ausgebildet. Unterschiede in Bezug auf die Größe der Zelle, des Zellkerns oder des Plasmareichtums habe ich gegenüber den Pollen märkischer Provenienz nicht feststellen können; auch waren nirgends desorganisierte Pollenkörner oder Zwergpollen anzutreffen, sodaß also eine durchaus normale Ausbildung der Pollenkörner von Pinus silvestris französischer Herkunft gleichfalls gegeben ist. Die Beobachtungen am reifenden Pollen der französischen Provenienz konnte ich 1933 in dem am 18., 22., 25. und 27. Mai und 1. Juni gesammelten Material machen. 1934 lagen die Sammelzeiten 20 Tage früher.

5. Bestäubung:

In Eberswalde bei Berlin haben die Pollenkörner von Pinus silvestris märkischer Provenienz im Jahre 1933 Ende Mai ihren Reifezustand erlangt und sind zum Bestäuben bereit. Ich betone, daß mir für diese Gegend die Zeit zwischen dem 25. Mai und dem 3. Juni die übliche Bestäubungszeit zu sein scheint, weil dieser Zeitpunkt sowohl in den Jahren 1931, wie auch 1932 und 1933 eingehalten wurde, wogegen er 1934 fast drei Wochen früher lag.

Die märkischen, in der Richtung der Ortschaft Britz gesammelten männlichen Blüten stäubten 5 Tage früher als die bei Chorin gesammelten männlichen Blüten französischer Herkunft. Dieser Umstand wird vielleicht darin seine Erklärung finden, daß die Kiefern bei Britz an einem offenen Bahndamm standen, wo bei gleichmäßig warmer Witterung die Sonne voll wirken konnte, während die Kiefern französischer Herkunft in dichter Schonung zusammen standen.

Dengler (15) konnte bei seinen künstlichen Bestäubungsversuchen feststellen, daß Unterschiede in der Bestäubungszeit bis zu 14 Tagen vorhanden waren (1928); wogegen 1929 die Blütenreife fremder Provenienzen — trotz anfänglichen Zurückbleibens — ausgeglichen am 25. Mai erfolgte.

Der weibliche Zapfen von Pinus silvestris märkischer Herkunft:

Da meine Aufgabe sich im wesentlichen nur auf die Beobachtung der männlichen Haploidgeneration erstreckt, so möchte ich mich bezüglich der weiblichen Generation von Pinus silvestris nur auf die notwendigsten Angaben beschränken. —

Die weiblichen Zapfen erscheinen kurze Zeit vor der Reife der Pollen. Meist tragen die Kiefern überwiegend männliche oder weibliche Zapfen; jedenfalls treffen wir sowohl monöcische wie auch diöcische Bäume an.

Durch Verlängerung der Achsen werden die Fruchtschuppen getrennt. Nach der Bestäubung drehen sich die Fruchtschuppen wieder zusammen und ihre Ränder werden — wie Strasburger und Hillhouse (60) berichten — durch Einwachsen von Papillen vereinigt. Die Mikropyle der Samenanlage ist zur Basis der Schuppe hingerichtet.

Das Integument endigt über dem Nuzellus in 2 langen vor der Bestäubung nach außen gekurvten Armen, die zu einem mikropylaren Kanal führen (Fig. 36).

Am chalazalen Ende liegt die Makrospore, die von den anderen Zellen durch ihre eigene Größe und die des Kerns unterschieden ist.

Bald nach der Bestäubung hat sich das Integument über den Pollenkörnern geschlossen. Dieses Schließen und Zusammenziehen der beiden Arme des Integumentes wird durch die erfolgte Berührung mit den Pollen veranlaßt.

Sobald das oder die Pollenkörner mit dem Nuzellus in Berührung gebracht sind, verbreitert sich die mittelste Lage der aus drei Zelllagen bestehenden Arme dicht über der Nuzellusspitze und schließt allmählich die Pollen ein.

Am weiblichen Zapfen von Pinus silvestris französischer Herkunft konnte ich sehr ähnliche Beobachtungen machen.

6. Pollenschlauchentwicklung von Pinus silvestris märkischer Herkunft.

I. Wachstumsperiode.

Ungefähr 14 Tage nach erfolger Bestäubung beobachtete ich das erste ausgekeimte Pollenkorn.

Auf dem Nuzellus vergrößert sich zunächst die 3. Prothalliumzelle im Pollen selbst. Nach Durchbrechung der Exine wächst die Intine allmählich in einen Pollenschlauch aus.

Tischler (62) beobachtete, daß die Größe der Kernoberfläche für die Frage des Auskeimens von entscheidendem Einfluß ist. — Unmittelbar nach der Ausbildung des Pollenschlauchs tritt der vegetative Kern in denselben ein (Fig. 25).

Der Pollenschlauchkern hält sich in der Spitze des wachsenden Pollenschlauchs auf.

Ich fand die Pollenschläuche im ersten Jahre nach der Bestäubung im November fast bis zum Nuzellusrande vorgedrungen. In dieser Lage verharrten sie während des Winters.

Teilung der spermatogenen Zelle:

Bei Pinus silvestris konnte ich 1934 bereits Ende März die Teilung der spermatogenen Zelle beobachten, während ich in den anderen Jahren erst Mitte bis Ende April Stiel- und Antheridiummutterzelle vorfand (Fig. 26—28).

Diesen Zeitpunkt stellte auch Dixon bei Pinus silvestris fest, während Ferguson große Zeitunterschiede bei einzelnen Arten beobachtete. Harvey wiederum ist erstaunt, daß er 5 Monate nach der Bestäubung diese beiden Zellen bei Pinus silvestris nicht vorfand, während diese beiden Zellen bei Pinus laricio bereits 2 Monate nach erfolgter Bestäubung festgestellt wurden.

Es liegt für uns kein Grund vor, in dieser gegebenen Tatsache etwa wie Harvey eine Abnormität zu erblicken, da sie im Gegenteil nur unsere eigenen Beobachtungen in Bezug auf die verschiedene zeitliche Entwicklung der einzelnen Pinusarten unterstützt, und da nach meinen Untersuchungen diese Teilung ja auch erst im April des zweiten Jahres bei Pinus silvestris normalerweise zu erwarten ist.

Desgleichen konnte ich bei Pinus silvestris beobachten, daß die Weiterentwicklung der Pollenschläuche mit der beginnenden Teilung der spermatogenen Zelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle ein-

setzte. Nach der Teilung beginnen beide Zellen zu wachsen. Besonders markant ist das Wachstum der Antheridiummutterzelle, die zu bedeutender Größe heranwächst — wie Bild 37 zeigt. Die Struktur des Kernes ist auffallend. Sie hat jedoch keine gut ausgebildete Zellwandung. Gewöhnlich finden wir in dem Kerne einen sehr großen und zwei kleine Nukleoli. Von den beiden anderen Kernen ähnelt der Pollenschlauchkern — mit meist einem Nukleolus und zartem Chromatinnetz — dem Antheridiummutterzellkern noch am meisten. Der Stielkern hat eine dichtmaschige Kernstruktur.

Stiel- und Antheridiummutterzelle dringen nach ihrer Loslösung nacheinander in den Pollenschlauch ein (Fig. 27, 28, 37). Zunächst ist der Kern der Antheridiummutterzelle vorn, dem vegetativen Kern folgend. Dann wandert allmählich der Stielkern an dem Antheridiummutterzellkern, der sich besonders schön entwickelt hat, vorbei (Fig. 29, 38). Dixon's (16) Beobachtung, daß der Kern der Stielzelle aus der Umkleidung ausschlüpfe, kann ich nicht voll bestätigen, da der Kern seine Plasmahülle behält.

Teilung des Kerns der Antheridiummutterzelle:

Bei den von mir geführten Untersuchungen an Pinus-Arten französischer und märkischer Herkunft, tritt die Teilung der Antheridiummutterzelle in die beiden Spermakerne erst ungefähr eine Woche vor der Befruchtung ein. — Diese Teilung erfolgte weit im unteren Ende des Pollenschlauches (Fig. 39). Vorher war jedoch schon der Kern der Stielzelle an der Antheridiummutterzelle im Pollenschlauch vorbeigewandert (Fig. 38).

In der Zeit, wo diese Zelle sich über der Antheridiummutterzelle bewegt, kann ihr Zytoplasma nicht immer von der letzteren auseinandergehalten werden; aber wenn der Stielkern einmal die Antheridiummutterzelle passiert hat, ist der Kern wieder von dichtem Zytoplasma umgeben. Jetzt finden wir in der Regel die Stielzelle zwischen Pollenschlauchkern und Antheridiummutterzelle liegend (Fig. 30). Der Pollenschlauch ist zu dieser Zeit mit großen Stärkemengen ausgefüllt.

Leider habe ich dieses Teilungsstadium selbst nicht beobachten können; aber ich fand, daß sich die drei Kerne: Antheridiummutterzell-, Stiel- und Pollenschlauchkern bereits im unteren Teil des Pollenschlauches befanden (Fig. 39), ehe der Teilungsschritt zur Bildung der Spermakerne eingeleitet wurde.

Die Mikrophotographien 37, 38, 40, 41 sind der beste Beweis für meine Angaben. Die Figuren 37 und 38 zeigen besonders deutlich die ausgeprägte Struktur des großen Kernes der Antheridiummutterzelle, der, noch im oberen Teil des Nuzellusgewebes befindlich, überhaupt keine Spur einer eventuell beabsichtigten Kernteilung darbietet. In Fig. 39 dagegen finden wir die bereits gebildeten Spermakerne — allerdings 10 Tage später als in Fig. 38 — im unteren Teile des Nuzellusgewebes vor.

Als ganz abwegig muß ich daher die von Dixon über Pinus silvestris gemachten Angaben betrachten, der der Ansicht ist, die Teilung der generativen Zelle erfolge noch im Pollen selbst vor Eintritt der Antheridium-Mutterzelle in den Pollenschlauch.

Näher liegen schon die Angaben Ferguson's, die beobachtete, daß die beiden Spermakerne aus der generativen Zelle hervorgingen, solange sich diese noch im oberen Teile des Nuzellusgewebes befand. Der Unterschied mag in der Verschiedenheit der von Ferguson und mir untersuchten Arten begründet liegen.

Kurze Zeit vor der Befruchtung (Anfang Juni) fand ich folgenden Zustand der Pollenschlauchentwicklung vor:

Der Pollenschlauch hatte ein Archegon ziemlich erreicht (Fig. 40). In der vordersten zytoplasmareichen Spitze lagen dichtgedrängt der Stiel- und Antheridiummutterzellkern — scheinbar bereits etwas deformiert, aber gut zu unterscheiden — zusammen, ganz dicht darüber die beiden Spermakerne in gemeinsamer Zytoplasmahülle (Fig. 41).

Der vordere Kern ist bedeutend größer als der nachfolgende. Allerdings hat sich dieser Größenunterschied der beiden Spermakerne erst im weiteren Verlaufe des Wachstums nach der Ausbildung der beiden Kerne ergeben, da gleich nach beendigter Teilung der generativen Zelle die beiden Tochterkerne keine wesentlichen Unterschiede aufwiesen.

Während in den Spermakernen zunächst eine zarte zytoplasmatische Netzstruktur vorherrschte, wird das Zytoplasma mit dem vorangehenden Wachstum der Spermakerne allmählich großkörnig.

Trotzdem die Bestäubung der Pollen bei Pinus silvestris märkischer Herkunft ungefähr eine Woche früher als bei Pinus silvestris französischer Herkunft eintrat, so machte sich dieser Umstand im weiteren Verlaufe der Entwicklung nicht weiter bemerkbar. Es scheint hier ein Ausgleich stattzufinden. Ich beobachtete in den verschiedenen Jahren in dem jedesmal am gleichen Tage geernteten Material beider Provenienzen fast dieselben Entwicklungsstadien.

Auch bei Pinus silvestris französischer Herkunft konnte ich die Keimung des jungen Pollens erst 14 Tage nach der Bestäubung feststellen. Der vegetative Kern wandert sofort nach der Keimung in den Pollenschlauch und verharrt immer in der Spitzenregion.

Die Teilung der spermatogenen Zelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle beobachtete ich 1933 in dem am 25. April gesammelten Material (Fig. 26). (1934 konnte ich dieselbe Beobachtung bereits 20 Tage früher machen.) Einige Tage später konnte ich das Eindringen der beiden Kerne in den Pollenschlauch beobachten. Allmählich wandert der dem vegetativen Kern folgende Stielkern an der Antheridiummutterzelle vorbei. Diese teilt sich in der unteren Region des Pollenschlauches in die beiden ungleich großen Spermakerne. Die Strukturen dieser Kerne zeigten völlige Übereinstimmung mit den oben beschriebenen Kernen märkischer Provinenz.

7. Entwicklung der Makrosporangien märkischer Provinenz im zweiten Jahr:

Bevor wir uns über das weitere Schicksal des Pollenschlauchinhalts unterrichten, ist es notwendig, kurz die weitere Entwicklung des weiblichen Zapfens zu erwähnen.

Wir hatten bereits gesehen, wie die jungen weiblichen Zapfen bestäubt wurden; wir konnten deutlich Nuzellusgewebe und Integument unterscheiden. In dieser Zeit sind die Makrosporangien noch sehr klein, und das weitere Wachstum geht im ersten Jahre auch nur sehr langsam vor sich. Erst im nächsten Frühjahr fast gleichzeitig mit der beginnenden 2. Wachstumsperiode des Pollenschlauches setzt eine enorme Tätigkeit der Gewebezellen ein.

Gleichzeitig mit dem Gesamtwachstum des Ovulum hat sich auch die zur späteren Aufnahme der Archegonien und des Nährgewebes bestimmte Zentralhöhlung sehr vergrößert. Das Prothalliumgewebe nimmt durch schnelle Teilung bald den ganzen Raum der Höhlung ein.

Die Archegonien erscheinen meistens ungefähr 14 Tage vor der Befruchtung, was in den letzten Tagen des Monats Mai bis Anfang Juni im zweiten Entwicklungsjahre normal wäre.

Bereits noch in der Zeit, wenn sich das Prothallium zum dichten Gewebe ausbildet, setzt in der obersten Zellschicht eine lebhafte Teilungsaktion ein, und wir können in Richtung zur Mikropyle zahlreiche mitotische Kernteilungen verfolgen. Die obersten zwei Zellschichten werden sehr plasmareich und besitzen gleichgroße Kerne. Einige der in Richtung der Mikropyle liegenden langgestreckten Zellen des zelligen Prothalliums, die wir als Archegoninitialen bezeichnen, vergrößern sich besonders und ihr Kern tritt in eine Teilung ein. Auf diese Weise wird nach außen hin eine kleine Zelle abgegeben, die wir als primäre Halszelle bezeichnen.

Durch weitere Teilungen der Halszelle entsteht ein Kranz von Zellen, der bei Pinus silvestris meist aus zwei Zellagen mit je vier Zellen besteht. Ich konnte jedoch auch Abweichungen hiervon feststellen (Fig. 32).

Gleichfalls zwei Zellagen beobachteten Mottier und Blackman, während Strasburger (58) hier nur eine Zellage annimmt.

Wir nennen die bei der ersten Teilung der Archegoninitialen nach innen abgegebene Zelle Zentralzelle.

Sobald sich die Zentralzelle vergrößert, entwickelt sich ihr Zytoplasma sehr schnell. Der Kern hat bald die volle Größe erlangt. Er hat ein zartes, mehr oder weniger unterbrochenes Netzwerk mit einem großen und zwei kleinen Nukleoli. Dieser Kern bleibt immer dicht unter den Halszellen gelagert.

Während das Archegon wächst, bilden die Prothalliumzellen der unmittelbaren Nachbarschaft sich zur Deckschicht um. Das ehemals vakuolenreiche Protoplasma des Archegons verliert allmählich die Vakuolen und nimmt an Umfang zu. In der Zentralzelle vorhandene

Eiweißvakuolen dienen vermutlich der Ernährung des Archegons.

Die das Archegon vom umliegenden Gewebe abgrenzenden Zellen unterscheiden sich hiervon durch ihre Größe und ihr dichteres Zytoplasma.

Der Zentralkern teilt sich nun bald wieder; wir befinden uns zeitlich ungefähr eine Woche vor der Befruchtung. (13. Juni 1933, 2. Juni 1934.)

Die Spindel bei der Teilung des Zentralkerns läuft nach unten spitz zu, während sie nach oben breit an die Membran der Zentralzelle ansetzt, wodurch erreicht wird, daß die Bauchkanalzelle als kleine, sichelförmige Zelle von der Eizelle abgeteilt wird. Die Bauchkanalzelle wird an der mikropylaren Peripherie abgetrennt (Fig. 43).

Ihr Kern läßt oft noch nach längerer Zeit zählbare Chromosomen erkennen, die die Vermutung nahelegen, daß es hier überhaupt nicht mehr zur Ausbildung eines Ruhekerns kommt (Fig. 35).

Auch Dixon und Blackman sahen bei Pinus silvestris die Chromosomen der Bauchkanalzelle noch längere Zeit im Ruhezustand verharren. Ferguson machte bei Pinus strobus die gleiche Beobachtung. Während aber Dixon diesen Zustand des öfteren vorfand, konnte Blackman trotz eifrigen Forschens nur einmal die Chromosomen der Bauchkanalzelle entdecken und gibt an, daß die Bauchkanalzelle alsbald zerstört würde.

Die Anzahl der zur Ausbildung gelangenden Archegonien ist für die einzelnen Arten verschieden. Ich fand bei Pinus silvestris in der Regel nur zwei voll ausgebildete und befruchtungsfähige Archegonien vor, die im mikropylaren Ende des Prothalliums ihre Position hatten.

Gleichzeitig mit dem Bauchkanalkern wurde der Eikern ausgebildet. Dieser wächst zu einer beträchtlichen Größe heran, besitzt meistens zwei kleine und einen großen Nukleolus, und wandert nach der Abtrennung des Bauchkanalkerns zur Mitte des Archegons hin, um hier nach schnellem Wachstum in befruchtungsreifem Zustande zu verharren (Fig. 44). In dieser Zeit wird auch die „Empfängnishöhlung" (Fig. 48 E) im Eiplasma ausgebildet, die zur Aufnahme des Pollenschlauchinhaltes dient und dicht unter den Halszellen gebildet wird.

Die Ausbildung der Archegonien von Pinus silvestris französischer Herkunft erfolgt nach meinen Feststellungen unter den gleichen Bedingungen wie bei Pinus silvestris märkischer Provenienz. Auch hier werden in der Regel 2 oder höchstens 3 befruchtungsfähige Archegonien ausgebildet. 2 Zellagen von je 4 Halszellen sind meist vorhanden, desgleichen eine Bauchkanalzelle. Der Kern der Bauchkanalzelle wird auch hier, soweit beobachtet, nicht zur Netzstruktur ausgebildet und läßt noch in späteren Stadien zählbare Chromosomen erkennen (Fig. 35). Dieser Bauchkanalkern geht ebenso wie der Eikern durch mitotische Teilung aus dem Zentralkern hervor.

II. Wachstumsperiode des ausgekeimten Pollenschlauches von Pinus silvestris französischer und märkischer Herkunft.

Im Monat April scheint mir bei den meisten Pinusarten in der Regel die zweite Wachstumsperiode des Pollenschlauches zu beginnen.

Im weiteren Verlauf der Pollenschlauchentwicklung wird es meistens schwierig, den Zusammenhang zwischen dem Pollen auf dem Nuzellus und dem Schlauch im Innern des Gewebes zu verfolgen.

Im Frühjahr beginnt ein enorm schnelles Wachsen des Prothalliums. Hierdurch werden die Pollenschläuche wieder weiter von ihrem Endziel, den in der Zentralhöhlung noch zu bildenden Archegonien entfernt. Während der schnellen Entwicklung des Gewebes im Frühjahr wächst der Pollenschlauch zunächst nur wenig, jedoch erfolgt oft auch Verzweigung des Pollenschlauches.

Die durch das Eindringen des Pollenschlauchs zerstörten Zellen können wir immer als totes Gewebe (braun gefärbt und verdickt) wiederfinden (Fig. 38). Die nicht unmittelbar mit dem Pollenschlauch in Berührung kommenden Zellen leiden nicht in dem Maße und behalten ihren Protoplasmagehalt viel länger. Wir sehen in der Abbildung (38), wie die Zellen des Nuzellusgewebes durch den eingedrungenen Pollenschlauch zerstört oder beschädigt wurden, so daß den drei im Pollenschlauch zu sehenden Kernen verhältnismäßig viel Bewegungsfreiheit geboten ist.

Das Bild zeigt uns den Habitus des Makrosporangiums vom 15. Mai 1933. Der Stielkern ist im Begriff, den Antheridiummutterzellkern zu überholen, um dem gleichfalls sichtbaren vegetativen Kern zu folgen.

Wahrscheinlich ist nicht das mechanische Vordringen des Pollenschlauchs allein schuld an der Zellvernichtung, sondern es werden auch gewisse Enzyme an diesem Vorgang beteiligt sein.

Diese Annahme der Enzymwirkung wurde durch Feststellungen von Miyake (39), der angibt, daß bei Abies balsamea der Pollenschlauch selbst ein die Zellzerstörung bewirkendes Enzym absondert, bestätigt.

9. Befruchtung:

Inzwischen sind bei Pinus silvestris ziemlich 13 Monate seit der Bestäubung vergangen.

Der Pollenschlauch ist am Archegon angelangt, nachdem er sich den weiten Weg von der Mikropyle durch das Nuzellusgewebe zwischen den Halszellen gebahnt hat (Fig. 40, 41). Zeit: 18. 6. 33, 7. 6. 34.

Zur Befruchtungszeit besteht der Inhalt des unteren Pollenschlauchendes aus den beiden Spermakernen in gemeinsamer Plasmahülle, dem vegetativen Kern und der Stielzelle. Desgleichen wandern Stärke und Zytoplasma aus dem Pollenschlauch mit in das Ei hinüber.

Die Figuren 40—41 zeigen uns den Pollenschlauch mit den 4 benannten Kernen in der Spitze, am Archegon angelangt und kurz vor Überführung des Inhaltes in das Archegon selbst. Der gesamte Inhalt des unteren Pollenschlauches dringt wenig später durch die Empfängnishöhlung in das Archegon ein.

Das mit den Spermazellen in das Ovulum übergetretene Zytoplasma vereinigt sich bald mit dem Plasma des Eies, und der größere Spermakern bewegt sich auf den Eikern zu, während die anderen aus dem Pollenschlauch übergetretenen Kerne am mikropylaren Ende zunächst verharren.

Fast genau in der Mitte des Archegons treten die beiden Sexualkerne miteinander in Berührung. Meist befindet sich der männliche Kern oberhalb des weiblichen.

Die Vereinigung der Sexualkerne selbst konnte ich leider nicht beobachten, wohl aber sah ich die erste Teilung des befruchteten Eikerns, die stets fast genau in der Mitte des Archegons stattfindet (Fig. 42).

Blackman beobachtete den Befruchtungsvorgang bei Pinus silvestris und berichtet, daß sich Spermakern und Eikern zunächst aneinanderlegten, ohne aber sogleich die Membran zu durchdringen. Später erfolgt die Vereinigung der beiden Kernsubstanzen und des Zytoplasmas.

Saxton (43) fand bei Pinus pinaster sowohl Parthenogenesis wie auch normale Befruchtung vor. Ich konnte bei Pinus silvestris nur normale Entwicklung feststellen.

Weitgehende Übereinstimmung hinsichtlich der Befruchtungsvorgänge konnte ich bei Pinus silvestris französischer und märkischer Herkunft beobachten.

Besonders erwähnenswert ist, daß bis zur Befruchtung beider Provenienzen stets ein zeitlicher Ausgleich stattgefunden hat, auch wenn die märkische Provenienz früher bestäubt wurde.

10. Proembryoentwicklung bei Pinus silvestris märkischer Herkunft:

Durch Teilung des befruchteten Eikerns werden durch doppelte Teilung bei Pinus silvestris 4 freie Kerne in der ursprünglichen Eizelle gebildet.

Die 4 durch Teilung aus dem befruchteten Eikern hervorgegangenen diploiden Kerne wandern zur Basis des Archegoniums. Wir sehen hier jeden Kern von einer dichten Faserschicht umgeben.

Die 4 Kerne legen sich in eine Ebene und teilen sich bald wieder. Es wird eine zweite Zellage nach oben abgegeben (Fig. 46—47).

Zwischen diesen 8 Kernen, die in zwei Stockwerken übereinander gelagert sind, bilden sich erst Querwände und dann Längswände aus. Bei der Kernteilung werden mehrpolige Spindeln gebildet. Aus deren Phragmoplasten gehen später die Wandungen hervor (Fig. 47, 49, 50).

Zunächst bleibt noch die obere Zellage gegenüber der Keimzelle unabgegrenzt, so daß ihr Plasma mit dem Eizellplasma in Verbindung bleibt. Gewöhnlich wird immer erst die obere Zellage in Teilung treten (Fig. 47). Diese Kernteilung kann aber auch zuerst an der Basis eintreten.

Ist die dritte Zellage entwickelt, so geht durch nochmalige Kernteilung eine vierte hervor, bis wir einen Proembryo vorfinden, der meist aus 4 Zellagen von je 4 in einer Ebene liegenden Kernen besteht. Drei Zellagen sind durch Zellwände abgeschlossen, während die vierte zum Eiplasma hin offen bleibt (Fig. 48).

Meine die Proembryobildung bei Pinus silvestris märkischer Herkunft betreffenden Beobachtungen werden durch die von Kildahl bei Pinus laricio geführten Untersuchungen bestätigt, die auch fand, daß erst die Querwände und dann die Längswände ausgebildet werden.

Desgleichen wird meine Feststellung, daß sich die vier Kerne zunächst in einer Ebene lagern, durch die Angaben Strasburgers gestützt, der als erster die Anlage und Entwicklung des Proembryo in Zellagen erkannte, sich aber sonst nicht weiter mit diesbezüglichen Untersuchungen befaßte.

Die Ausbildung eines 16-zelligen Proembryos galt bei Pinus bisher als feststehend. Diese Beobachtung konnte ich auch in den meisten Fällen bei der von mir geführten Untersuchung an Pinus silvestris märkischer Herkunft machen. Ich fand jedoch als Novum die erneute Teilung der vierten oberen Proembryozellage. Während hier bisher nur 4 Zellagen beobachtet wurden, kann es demnach bei Pinus silvestris zur Ausbildung eines 20-zelligen Proembryos in 5 Zellagen kommen (Fig. 49, 50).

Da mir diese Erscheinung jedoch nur vereinzelt bei den vielen untersuchten Objekten entgegentrat, so möchte ich sie auch nur als Ausnahme werten, zumal die weitere Embryoentwicklung — soweit beobachtet — stets normal verlief.

Die oberste Zellschicht, deren Kerne mit dem Eizellplasma in Verbindung bleiben, bildet den Abschluß der Eizelle.

Die übrigen Zellagen beteiligen sich an der weiteren Embryoentwicklung.

Wir bezeichnen die zweite Zellage (Fig. 51) als Rosette; diese wird durch eine stärkere Wand, die Basalplatte (Fig. 51), völlig gegen die ursprüngliche Eizelle abgeschlossen. Die mittlere wächst zum Suspensor aus und schiebt die letzte zur Embryobildung bestimmte Etage in das Prothallium.

Die unterste der vier Zellreihen stellt die Embryonalgruppe vor, von der jede eine Scheitelzelle ist. (Zeit: 26. 6. 33.)

11. Embryobildung:

Durch starkes Dehnen der Suspensorzellen und wahrscheinlich auch durch Enzyme, die der wachsende Embryo selbst ausscheidet,

wird die Wand des Archegons durchbrochen und der Embryo in das Nährgewebe hineingeschoben. Eine Unterteilung der Suspensorzellen findet nicht statt, wohl aber werden die drei oberen Embryozellen zu Embryonalschläuchen und verlängern sich.

Die vier vertikalen Zellreihen trennen sich und lassen so je Archegon vier Embryonen entstehen. In Bild 52, 53 sehen wir 6 und 7 Embryonen, die, wie wir deutlich wahrnehmen (Fig. 52), sich aus zwei befruchteten Archegonien gebildet haben. Wir finden große Ähnlichkeit mit der von Buchholz gezeigten Abbildung von Pinus banksiana.

Das Bestreben der einzelnen Embryonen geht dahin, möglichst schnell eine gesicherte Lage im Nährgewebe zu erreichen; denn nur der Embryo, der am weitesten ins Nährgewebe eingedrungen ist, hat Aussicht, sich gegenüber den anderen Embryonen zu behaupten und zur vollen Entwicklung zu gelangen. Eine Bestätigung dieser Angaben bieten uns auch die Beobachtungen von Buchholz (5), der fand, daß nur in seltenen Fällen der schnell massiv gewordene zweite Embryo den vordersten erdrücken und sich an seine Stelle setzen konnte.

Die Embryoentwicklung bei Pinus silvestris märkischer Herkunft verlief, soweit beobachtet, stets normal. Ich konnte jedesmal nur 2 befruchtete Archegonien in einer Samenanlage feststellen. Hieraus gingen im günstigsten beobachteten Falle 7 Embryonen hervor (Fig. 52). Ich kann daher die Beobachtung von Buchholz nicht bestätigen, denn dieser fand, daß auch die Rosettenanlagen Embryonen ausbilden könnten. Dagegen wird meine Beobachtung, daß die Weiterentwicklung des Embryos mittels einer Scheitelzelle vor sich geht, auch durch die Angaben Buchholz' gestützt; die hier widersprechenden Meinungen von Strasburger und Coulter und Chamberlain (13) muß ich dagegen ablehnen.

Die Proembryo- und Embryoentwicklung von Pinus silvestris französischer Herkunft verläuft, meinen Beobachtungen nach, parallel zu derjenigen von Pinus silvestris märkischer Herkunft. Ich habe daher die Abbildungen der Entwicklungsreihen aus den Präparaten beider Provenienzen entnommen, worauf auch bei den Abbildungen noch besonders hingewiesen wird.

12. Das Verhalten des zweiten Spermakerns bei Pinus silvestris französischer und märkischer Provenienz:

Das weitere Verhalten der aus dem Pollenschlauch mit in das Ei eingedrungenen Kerne ist noch nicht geklärt. In Betracht kommen hier der zweite Spermakern, der Kern der Stielzelle und der vegetative Kern.

Nach dem Eindringen des Pollenschlauchinhaltes in das Archegon und nach erfolgter Befruchtung finden wir häufig am mikropylaren Ende des Archegons von Pinus silvestris französischer wie

auch märkischer Herkunft irreguläre achromatische Spindeln — des öfteren auch mit Chromatinanhäufungen vor, die in Beziehung zum weiteren Verhalten des zweiten Spermakerns stehen können und große Ähnlichkeit mit den von Land (36) bei Ephedra trifurca gezeigten Abbildungen aufweisen.

Diese von mir bei Pinus silvestris gemachten Beobachtungen erscheinen mir geeignet, den Feststellungen verschiedener oben erwähnter Autoren eine andere Bedeutung zu weisen.

Ich halt es daher für interessant, verschiedene bei der Befruchtung gemachte Beobachtungen eingehender zu betrachten.

Bekanntlich sind die Zellen der Phanerogamen gewöhnlich einkernig. Bei vielkernigen Zellen zeigen die Kerne häufig das Bestreben, miteinander zu verschmelzen. Ein Beispiel hierfür ist der Embryosack der Phanerogamen, in dem die Polkerne verschmelzen.

Daß es bei der Verschmelzung nicht auf die Anzahl der Kerne ankommt, zeigen die Peperomiaarten, bei denen bis 14 Kerne zum sekundären Embryosackkern verschmelzen, zu dem dann noch der zweite Spermakern hinzutritt.

Ein weiteres Beispiel für diese Tendenz bilden die von Němec (1910) beschriebenen Riesenzellen der Gallenbildungen verschiedener Pflanzen.

Auf der anderen Seite unerliegen alle einzelnen Kerne dem Teilungsreiz, sobald sich in einer vielkernigen Zelle ein Kern teilt.

Die Tatsache, daß bei Pinus silvestris aus dem zweiten Spermakern zahlreiche Spindeln entstehen, ist zweifellos nur so zu erklären, daß die Kernwand bereits im Begriff war sich aufzulösen, und daß infolgedessen die einzelnen Chromosomen den physiologischen Teilungsreiz mitbekamen.

Es liegen hier demnach keine pathologischen Erscheinungen vor, sondern aus den oben angeführten Gründen kommen Erscheinungen zustande, wie sie z. B. Miyake (39) beschreibt, daß ein Tochterkern der Eizelle mit dem zweiten Spermakern verschmilzt und dadurch triploid wird.

Man muß annehmen, daß ein solcher triploider Kern später aus dem Gewebeverband ausgeschieden wird, da wir es sonst mit einer Chimäre zu tun hätten, die zum Teil aus triploidem und zum Teil aus diploidem Gewebe bestände.

Ganz dasselbe gilt von den in seltenen Fällen beobachteten Verschmelzungen von Bauchkanalkern und dem zweiten Spermakern. Auch hier wird das Kopulationsprodukt bald aus dem Gewebeverband ausgeschieden, und man kann auf keinen Fall ein solches Verhalten als eine primitive Bildung ansehen, die zu einer weiteren Entwicklung befähigt wäre und einen Vergleich mit dem Endosperm der Angiospermen zuließe. Die Beobachtungen von Herzfeld an Ephedra sind bisher von anderer Seite nicht bestätigt worden. Es kann sich jedoch wie bei der nächst verwandten Gattung Gnetum darum handeln, daß hier mehrere Eizellen gebildet werden.

Zu dieser Annahme würde auch die Angabe von Berridge (3) stimmen, daß bei Ephedra zwei gleich große Kerne im Pollenschlauch gebildet werden. Eine Tatsache, die an sich schon den Schluß zuläßt, daß beide Kerne gleichzeitig zur Befruchung je einer Eizelle Verwendung finden.

Bei Pinus dagegen ist nur der eine Spermakern befruchtungsfähig, wodurch angezeigt wird, daß der zweite Spermakern schon seit langer Zeit auf diese Aufgabe Verzicht geleistet hat und infolgedessen diese Tatsache morphologisch durch seine geringere Größe dokumentiert. Es ist aber eine gesetzmäßige Tatsache, daß verlorengegangene Funktionen niemals wieder restituiert werden, und daher kann man das Verhalten des zweiten Spermakerns bei Pinus silvestris niemals an die Spitze einer Entwicklungsreihe stellen.

13. Kurzer Rückblick und Vergleich meteorologischer Daten:

Auf Grund der stattgefundenen Untersuchungen gelangte ich zu dem Ergebnis, daß die männlichen Haploidgenerationen von Pinus silvestris märkischer und französischer Herkunft weitgehende Übereinstimmung in ihrer gesamten Entwicklung zeigen.

Die Ursachen für den oft verhältnismäßig großen Hohlkorngehalt bei den Kiefernprovenienzen französischer Herkunft lassen sich nicht in einer anormalen Entwicklung des männlichen Gametophyten und des frühen Embryos finden, zumal wir nicht nur weitgehende Übereinstimmung mit Pinus silvestris märkischer Herkunft feststellten, sondern dieselbe auch mit anderen Pinusarten vorfanden.

Ein Vergleich von Temperaturdaten der beiden für die Entwicklung der Pollenmutterzellen besonders wichtigen Monate März und April wird uns zeigen, daß der Temperatur allein wohl kaum ein maßgeblicher Einfluß auf die Pollenentwicklung von Pinus silvestris und damit auf die mehr oder weniger große Hohlkornbildung zuzusprechen ist.

Mit einem Hohlkornprozentsatz von 85 % bei den Südfranzosen gegenüber 30 % bei der märkischen Provenienz steht die Ernte aus der Entwicklungszeit — Frühjahr 1926 bis Winter 1927/28 — an der Spitze. Gleichfalls sehr hoch war der Hohlkornprozentsatz bei den Südfranzosen in der Ernte aus den Jahren Dezember 1929 bis Januar 1930. Normal waren die Ernten aus den Jahren Dezember 1928 bis Januar 1929; das heißt: etwa 30 % Hohlkorn bei den Südfranzosen und 20 % bei der märkischen Provenienz.

Ergebnisse über Hohlkornprozente für die folgenden Jahre liegen leider nicht vor.

Für die Ernte aus der Entwicklungszeit — Frühjahr 1934 bis 1935 — stellte ich bei der märkischen Provenienz 19,2 % Hohlkorn und bei den Südfranzosen 29,6 % fest.

Wenn wir die Temperaturdaten der für die Entwicklung der Pollenmutterzellen und der für die Reife der Pollen und der Be-

stäubung in Betracht kommenden Monate März, April, Mai und Juni vergleichen, so müssen wir feststellen, daß sich hieraus keine wesentlichen Unterschiede in den verschiedenen Jahren ergeben.

		1926	1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933	1934	1935
März	Max.	7,7	12	8,6	6,9	8,2	3,9	5,3	10,2	9,1	6,2
	Mittel	3,5	7,2	2,8	2,8	3,8	—0,4	0,4	5,1	5,4	4,1
	Min.	0,7	2,3	—3	—1,3	—0,6	—4,7	—4,5	0,1	1,6	—2,3
	Nied. schl.	51	43	15	9	36	33	9	22	27	35
April	Max.	16,7	11,4	12,7	9,4	13,4	10,2	13	11	16,8	12,5
	Mittel	10,6	7,2	7,7	5,1	8,9	5,7	8,1	6,4	10,5	8,3
	Min.	4,4	3,1	2,8	0,7	4,3	1.1	3,1	1,7	4,2	4.2
	Nied. schl.	18	78	22	30	37	47	41	23	60	64
Mai	Max.	16,5	15,6	15,8	19,2	18,2	22,1	18,9	17,6	19,7	15,8
	Mittel	11,4	10,2	10,7	13,3	12.4	16,1	13,9	12,2	14	9,9
	Min.	6,3	4,9	5.6	7,4	6,6	10,1	8,9	6,7	8,2	3,9
	Nied. schl.	24	68	68	36	59	22	81	53	15	21
Juni	Max.	20,0	19,1	19,3	19,8	24,7	21,0	20,2	20,8	23,5	24,2
	Mittel	15,3	14,3	14,0	14,2	18,1	15,8	14,6	15,3	17	17,9
	Min.	10,6	9,5	8,8	8,6	11,6	10,6	9,0	9,8	10,6	11,6
	Nied. schl.	158	114	55	94	27	104	19	124	22	79

Vielleicht ist aber maßgeblicher als die absoluten Temperaturen der Wechsel zwischen Tagesbesonnung und Nachtfrost. Nach Angaben Ostwalds (65) ist es von wesentlicher Bedeutung, ob Temperaturerhöhung und Feuchtigkeit im richtigen Verhältnis stehen. Eide (64) beobachtete, daß, nachdem eine große Niederschlagsmenge während der Blütezeit vorhanden war, die Bildung leerer Samen prozentual sehr groß wurde. Diese Faktoren scheinen auch die abnorm hohe Prozentzahl der Hohlkornbildung in den Erntejahren 1927/28 und 1929/30 mit beeinflußt zu haben; denn für das Entwicklungsjahr 1926 wurde eine außerordentlich verringerte Sonnenstrahlung, aber eine ungewöhnlich hohe Niederschlagsmenge im Monat Juni, der für die Bestäubung noch mit in Frage kommen kann, festgestellt. Für die Entwicklungszeit Frühjahr 1928 bis Erntewinter 1929/30, die gleichfalls mit hohem Hohlkorngehalt abschloß, konnte die in den Monaten März und April 1928 anhaltende Dürre von wesentlicher Bedeutung geworden sein. Nach Ostwald (65) ist eine solche Schädigung in der ganzen Pflanzenwelt eingetreten, da kalte Nächte, warme bis heiße Tage, austrocknende Winde und fehlender Regen zusammentrafen. Dagegen soll sich die von Januar bis März 1929 anhaltende strenge Kältewelle forstlich nicht so sehr schädigend ausgewirkt haben. Die Einwirkung all dieser verschiedenen Faktoren braucht sich nicht unbedingt anatomisch feststellbar auszuwirken, sondern es können hier ja vor allem auch physiologische Momente in Betracht kommen, deren Auswirkungen sich erst bei der weiteren Embryoentwicklung zeigen.

14. Untersuchungen am Hohlkorn:

Da die Untersuchungen der männlichen Haploidgeneration leider nicht zu den erwarteten Ergebnissen führten und anatomisch keine Aufklärung über die Ursachen für das Zustandekommen des Hohlkorns ergaben, so hielt ich es für wesentlich festzustellen, ob im Hohlkorn selbst überhaupt ein Embryo ausgebildet würde, oder ob es garnicht mehr zu einer solchen Ausbildung kommt.

Der günstigste Monat für diese Untersuchungen ist der August. In diesem Monat hat der Embryo im Vollkorn nämlich schon eine beachtenswerte Größe erreicht, und außerdem kann man jetzt das Hohlkorn auch schon rein äußerlich von dem Vollkorn unterscheiden. Es ergeben sich nämlich in den reifenden Samen Unterschiede hinsichtlich der Pigmentierung, die aller Wahrscheinlichkeit nach durch enzymatische Einwirkungen hervorgerufen werden. Während das Vollkorn sich allmählich ganz dunkel färbt — und zwar erfolgt die Dunklung gleichzeitig an dem mikropylaren und am basalen Ende der Samenschale — bleibt das Hohlkorn heller und überzieht sich mit grauen Punkten.

Beim Vollkorn sind Embryo und Nährgewebe vollständig weiß ausgebildet. Das Hohlkorn dagegen ist im Innern braun gefärbt und mehr oder weniger geschrumpft.

Im Verlaufe meiner Untersuchungen machte ich die Beobachtung, daß die Ausbildung der Hohlkörner — sowohl von der märkischen, wie auch von der französischen Provenienz — ganz verschieden sein konnte.

In der Samenschale wiesen alle die gleichen Merkmale auf; jedoch war der Inhalt des Samens meist degeneriert. Teilweise war nur die innere braungefärbte Samenhaut vorhanden; manchmal waren dazu noch einige Prothalliumfetzen zu erkennen.

Vielfach fand ich jedoch dort, wo wir im Vollkorn um dieselbe Zeit einen gut entwickelten, aus vielen Zellen aufgebauten Embryo zu sehen gewohnt sind, die Reste eines desorganisierten Embryos vor. Während aber im Vollkorn der Embryo von einer dicken Nährschicht umgeben ist, war hier von einer Prothalliumschicht fast nichts mehr zu entdecken. Der Embryo liegt zusammengeschrumpft und dunkelbraun gefärbt innerhalb des Hohlraums.

Der Vollständigkeit wegen habe ich auch vergleichende Untersuchungen am Vollkorn der beiden Provenienzen vorgenommen.

Ich stellte hier meist 5 und 6 Kotyledonen fest (Fig. 57), die Ende August bereits gut entwickelt waren. Häufig machte ich die Beobachtung, daß die Embryonen entweder sehr massiv (Fig. 54) oder auch sehr schlank (Fig. 55) waren. Doch glaube ich nicht, daß diese Tatsache von grundsätzlicher Bedeutung für das spätere Auskeimen des reifen Samens sein könnte, weil die Farbe des Embryos, wie auch die Nährschicht, durchaus gesund erschien.

Die breiteste Stelle der Embryonen fand ich am Ansatz der Kotyledonen in Höhe der Plumula. Die schmalste Stelle fand ich dagegen an der Basis (Radicula).

Die Embryonen der französischen Provenienz waren durchschnittlich etwas stärker und größer; ein gut ausgebildeter Embryo besaß:

Gesamtlänge: 4,158 mm; Länge der Kotyledonen 1,050 mm; Breite in Höhe der Plumula: 1,050 mm; Breite an der Radicula: 378 μ.

Ein sehr schmaler Embryo märkischer Provenienz hatte folgende Maße: (Fig. 55)

Gesamtlänge: 3,640 mm; Länge der Kotyledonen: 840 μ; Breite an der Plumula: 378 μ; Breite an der Radicula: 224 μ.

Im Durchschnitt hatten die Embryonen der märkischen Provenienz folgende Zahlen:

Gesamtlänge: 3,626 mm; Länge der Kotyledonen: 840 μ; Breite an der Plumula: 756 μ; Breite an der Radicula: 324 μ.

Der kürzeste Embryo war 1,964 mm lang; an der Plumula 658 μ breit und an der Radicula 280 μ breit.

Zur Feststellung des Hohlkornprozentsatzes für die Ernte aus der Entwicklungszeit 1934/35 nahm ich je 50 Zapfen von der märkischen und französischen Provenienz und zwar jedesmal 5 Zapfen von einem Baume. Aus 50 Zapfen der französischen Provenienz erhielt ich 399 Hohlkörner und 942 Vollkörner; außerdem noch etwas Kümmerkorn.

Bei der märkischen Provenienz erhielt ich aus 50 Zapfen an Vollkorn 1103; an Hohlkorn 263 und gleichfalls etwas Kümmerkorn.

Mithin hatten die Märker 19,2 % Hohlkorn; die französische Provenienz jedoch 29,6 % Hohlkorn.

Wenn wir den etwas höheren Kümmerkorngehalt der französischen Provenienz mit hinzuziehen, so können wir wohl sagen, daß die Anzahl der in den Zapfen angelegten Samenanlagen bei beiden Provenienzen annähernd gleich ist:

1341 zu 1366 und Kümmerkorn.

III. Zusammenfassung der Ergebnisse:

1. Die Haploidzahl von Pinus silvestris märkischer wie auch französischer Herkunft beträgt 12.
2. Die Tetradenbildung erfolgt nach dem simultanen Typus.
3. Die reifen fertilen Pollen enthalten zwei desorganisierte Prothalliumzellen, eine spermatogene Zelle und einen vegetativen Kern.
4. Die Ausbildung der Prothalliumzellen erfolgt zum Teil vor, zum Teil auch erst nach dem Hervortreten der Luftsäcke.
5. Das Auskeimen der Pollen auf dem Nuzellus der Samenanlagen erfolgt alsbald, hängt jedoch anscheinend auch von äußeren Faktoren ab.
6. Der vegetative Kern tritt sofort nach erfolgter Auskeimung in den Pollenschlauch ein. Die Teilung der sparmatogenen Zelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle erfolgt gewöhnlich im April des 2. Jahres.
7. Stiel- und Antheridiummutterzelle treten nach ihrer Loslösung nacheinander in den Pollenschlauch ein. Allmählich überholt die Stielzelle die Antheridiummutterzelle und folgt dem an der Spitze des Pollenschlauches befindlichen vegetativen Kern.
8. Die beiden in gemeinsamer Zytoplasmamasse liegenden ungleich großen Spermakerne entstehen durch Teilung des Antheridiummutterzellkerns im unteren Abschnitt des Nuzellusgewebes.
9. Der aus dem Zentralkern als Schwesterkern des Eikerns hervorgegangene Bauchkanalkern bildet nicht mehr die Netzstruktur eines Ruhekerns aus, sondern läßt noch nach langer Zeit zählbare Chromosomen erkennen.
10. Als Besonderheit konnte bei Pinus silvestris märkischer Herkunft ausnahmsweise die Ausbildung eines 20 zelligen Proembryos beobachtet werden.
11. Im günstigsten Falle ließen sich in einer Samenanlage 7 Embryonen feststellen, die aus zwei befruchteten Archegonien hervorgegangen waren.
12. Es konnte anatomisch eine anormale Entwicklung des männlichen Gametophyten weder bei der märkischen, noch bei der französischen Provenienz festgestellt werden.
13. Die Entwicklung der Embryonen im Vollkorn läuft bei beiden Provenienzen parallel. Geringe Größenunterschiede sind praktisch ohne Bedeutung.

14. Im Hohlkorn beider Provenienzen konnte das Vorhandensein degenerierter Embryonen festgestellt werden.
15. Gerade in den Jahren, die einen hohen Hohlkornprozentsatz bei klimafremder Provenienz zeigten, gingen hiermit parallel anormale Witterungsverhältnisse. Diese Tatsache scheint zu belegen, daß die klimafremden Provenienzen zumindest physiologisch bereits während der Pollenentwicklung in dem der Reife vorhergehenden Jahr beeinflußt werden, wogegen sich der schädigende Faktor erst bei der weiteren Embryoentwicklung degenerierend auswirkt.

Literaturverzeichnis.

1. Arnoldi, W.: Zur Morphologie der Gymnospermen. 4. Flora 1900.
2. Belajeff, W.: Zur Lehre vom Pollenschlauch der Gymnospermen. (Ber. Dt. Bot. Ges. 1891/93.)
3. Berridge, M.: Fertilization in Ephedra altissima. (Ann. Bot. 23. 1809.)
4. Blackman, V. H.: On the cytological features of fertilization and related phenomena in Pinus silvestris. 1898. (Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B 190, pl. 13—14, 395—427.)
5. Buchholz, J. T.: Suspensor and early embryo of Pinus. (Bot. Gaz. 1918. 66.)
6. Ders.: Polyembryony among Abietineae. (Bot. Gaz. 1920. 69.)
7. Chamberlain, C. J.: Oogenesis in Pinus laricio. (Bot. Gaz. 1899. 27.)
8. Ders.: Winter characters of certain sporangia. (Bot. Gaz. 1898. 25.)
9. Ders.: Gymnosperms (Structure and Evolution.) (Univers. of Chicago Press, III. 1935.)
10. Coker, W. C.: On the spores of certain Coniferae. (Bot. Gaz. 1904. 38.)
11. Coulter, J. M.: Notes on the fertilization and embryogenie of conifers. (Bot. Gaz. 1897. 23.)
12. Ders.: The origin of gymnosperms and the seed habit. (Bot. Gaz. 1898. 26.)
13. Coulter & Chamberlain: Morphology of spermatophytes. Part. 1. Gymnosperms. Chicago 1901.
14. Cutting, E. M.: On the meaning of the various forms of the male Gametes in the pines and allied coniferes. (New Phytologist 1908. 15.)
15. Dengler, A.: Künstliche Bestäubungsversuche bei Kiefern. (Zeitschrift f. Forst- u. Jagdwesen, Sept. 1932.)
16. Dixon, H. H.: Fertilization of Pinus silvestris. (Ann. Bot. 1894. 8.)
17. Farmer: On the occurence of two prothallia... (Ann. Bot. 1892. 6.)
18. Ferguson, M. C.: The development of the Pollen-Tube and the division of the generat. Nucleus in certain species of Pines. (Ann. Bot. 1901. 15.)
19. Dies.: The development of the egg... (Ann. Bot. 1901. 15.)
20. Dies.: Contribution of the knowledge of the life history of Pinus... (proc. Wash. Ac. Sc. 1904.)
21. Goroschankin, J.: Zur Kenntnis der Corpuscula bei den Gymnospermen. (Bot. Zeit. 1883. 41.)
22. Guignard, L.: Centrosomes in plants. (Bot. Gaz. 1897. 25.)
23. Harvey, Le Roy H.: Intra-microsporangial development of the tube in the microspore of Pinus silvestris. (Rep. Mich. Ac. Sc. 19.)
24. Herzfeld, St.: Ephedra camylop. Morphologie der weibl. Blüte u. Befruchtungsvorgang. (Wien. Denkschr. Ak. Wiss. 1922.)
25. Hill, T. G. u. De Fraine, E.: On the seedling structures of gymnosperms. (Ann. Bot. 1908/22; 1909/23; 1910/24.)
26. Hirase, S.: Nouv. Recherches sur la fécondation et l'embryogénie du Gingko biloba. (Bot. Mag. Tokyo 1918. 32.)
27. Hofmeister, W.: Über die Entwicklung des Pollens. (bot. Zeit. 1848.)
28. Ders.: Vgl. Untersuchungen höherer Kryptogamen u. der Samenbildung der Koniferen. Leipzig 1851.

29. Hörmann, H.: Die pollenanalytische Unterscheidung von Pinus montana, silvestris u. cembra. (Öst. Bot. Zs. 1929. 78.)
30. Hutchinson, A. H.: The male Gametophyte of Abies. (Bot. Gaz. 1914. 57.)
31. Ders.: Fertilization in Abies balsamea. (Bot. Gaz. 1915. 59.)
32. Juranyi, L.: Beiträge zur Kenntn. d. Pollenentwickl. d. Cycadeen u. Koniferen. (Bot. Zeit. 1882. 40.)
33. Kawecka, B.: Über d. Veränderlichkeit d. Pollens bei einigen Oenotheren. (Bull. Ac. Pol. Sc. et Lettr. 1926.)
34. Kiesel, Al.: Beitrag zur Kenntnis der Bestandteile der Pollenkörner v. Pinus silvestris. (Zs. phys. Chemie 1922. 119—120.)
35. Kildahl, N. J.: Development of the walls in the proembryo of Pinus laricio (Bot. Gaz. 1907. 44.)
36. Land, W. J. G.: Fertilization and Embryogenie of Ephedra trifurca. (Bot. Gaz. 1907. 44.)
37. Lewis, J. M.: The Behaviour of Chromosomes in Pinus and Thuja. (Ann. Bot. 1908. 22.)
38. Michaelis, P.: Über den Einfluß der Kälte auf die Reduktionsteilung von Epilobium. (Planta 1926. Bd. 1.)
39. Miyake, K.: Contributions to the fertilization and embryogenie of Abies balsamea. (Beih. Bot. Centralbl. 1903. 14.)
40. Miyoshi, M.: Über Reizbewegungen der Pollenschläuche. (Flora 1897. 78.)
41. Mottier, D. M.: On the Archegonium and apical growth of the stem in Tsuga canadensis and Pinus silvestris. (Bot. Gaz. 1892. 17.)
42. Ders.: Some Anomalies in the female Gametophyte of. Pinus. (Proc. Ind. Ac. Sc. 1908.)
43. Saxton, W. T.: Parthenogenesis in Pinus pinaster. (Bot. Gaz. 1909. 47.)
44. Schleiden, M.: Principles of scient. botany. Engl. Übersetzung. London 1849.
45. Schmidt, W.: Unsere Kenntnis vom Forstsaatgut. (Dt. Forstwirt 1930.)
46. Ders.: Der internationale Forstkongreß 1929 in Stockholm. (Silva 1929, 1930.)
47. Ders.: Forstl. Pflanzenzüchtung. (Silva 1929.)
48. Ders.: Universalrassen, Landrassen, Standortrassen, Individualrassen. (Dt. Forstwirt 1929, Nr. 116, 117.)
49. Ders.: Rassenprobleme d. Forstwirtschaft. (Forschung tut not. Heft 3. 1931.)
50. Schürhoff, P. N.: Die Zytologie der Blütenpflanzen. T. 1. 1926.
51. Ders.: Die Zytologie der Blütenpflanzen. 1927.
52. Stopes, M. C. u. Fujii, K.: The nutritive relation of the surrounding tissues... (Beih. Bot. Centralbl. 1906. 20.)
53. Stow, S.: A cytological study on the pollen sterility in Solanum tuberosum. (Proc. Imp. Ac., Tokyo, Bd. 2.)
54. Strasburger, E.: Über Befruchtung und Zellteilung. Jena 1878.
55. Ders.: Die Coniferen und die Gnetaceen. Jena 1872.
56. Ders.: Über Zellbildung und Zellteilung. Jena 1880.
57. Ders.: Angiospermen u. Gymnospermen. Jena 1897.
58. Ders.: Über das Verhalten des Pollens und die Befruchtungsvorgänge bei den Gymnospermen. (Hist. Beitr. 1892. 4.)
59. Ders.: Über geschlechtsbestimmende Ursachen. (Jb. f. wiss. Bot. 1910. 48.)
60. Ders. u. Hillhouse: Practical Botany. London 1900.
61. Suessenguth, K.: Beiträge zur Frage d. syst. Anschlusses der Monocotylen. (Beih. Bot. Centralbl. 1921.)

62. Tischler, G.: Studien ü. d. Kernplasmarelation in Pollenkörnern. (Jb. f. wiss. Bot. 1924. 64.)
63. Wiedemann: Die Versuche über den Einfluß d. Herkunft. (Zs. f. Forst- u. Jagdwesen 1930.)
64. Eide, E.: Untersuchungen über norwegischen Kiefernsamen vom Reifejahr 1923. (Forstl. Jahr.-Ber. 1925. Tüb. 1926, S. 202.)
65. Ostwald: Frostschäden im ostpreuß. Walde in den Wintern 1927/28 1928/29. (Dt. Forstverein, Jahr.-Ber. 1929.)
66. Bartels-Schubert: Witterung und Bodenfeuchtigkeit im Jahre 1934. (Zs. Forst- u. Jagdwesen, April 1935.)

Erklärungen zu den Bildtafeln 1 bis 6.

Die Zeichnungen wurden unter Benutzung eines Abbé-Zeichenspiegels und eines Seibert-Mikroskopes angefertigt.

Benutzt wurden die Okulare 3.1 und 4, sowie die Objektive 2, 3, 5, 7; desgl. 1/12 Öl-Immersion.

Abbildungen.

1. Archesporzelle (10. April 1933) Vergr. 1200
2. Synapsis (25. April 1933) „ 1200
3. Späte Synapsis (25. April 1933) „ 1200
4. Diakinese (28. April 1933) „ 1200
5. Äquatorialplatte (28. April 1933) „ 1200
6. Telophase (28. April 1933) „ 1200
7. Interkinese (28. April 1933) „ 1200
8. Anaphase 2. Teil. (28. April 1933) „ 1200
9. Anaphase 2. Teil. (28. April 1933) „ 1200
10. 4 Tochterkerne (2. Mai 1933) „ 1200
11. Tetrade (5. Mai 1933) „ 1200

Teilungsstadien im Pollenkorn (Vergr. 1200).

12.—17. Pollen ohne Luftsäcke
12. Ruhekern in Auflösung (18. Mai 1933)
13. Anaphase (18. Mai 1933)
14. Telophase (18. Mai 1933)
15. Abteilung der zweiten Prothalliumzelle (22. Mai 1933)
16. 2 Prothalliumzellen
17. fertig ausgebildet (22. Mai 1933)
18.—23. Pollen mit Luftsäcken. Entwicklung bis zur Reife. (18. Mai bis 27. Mai 1933)

Pollen nach der Bestäubung.
(Aus dem Jahre 1932.)

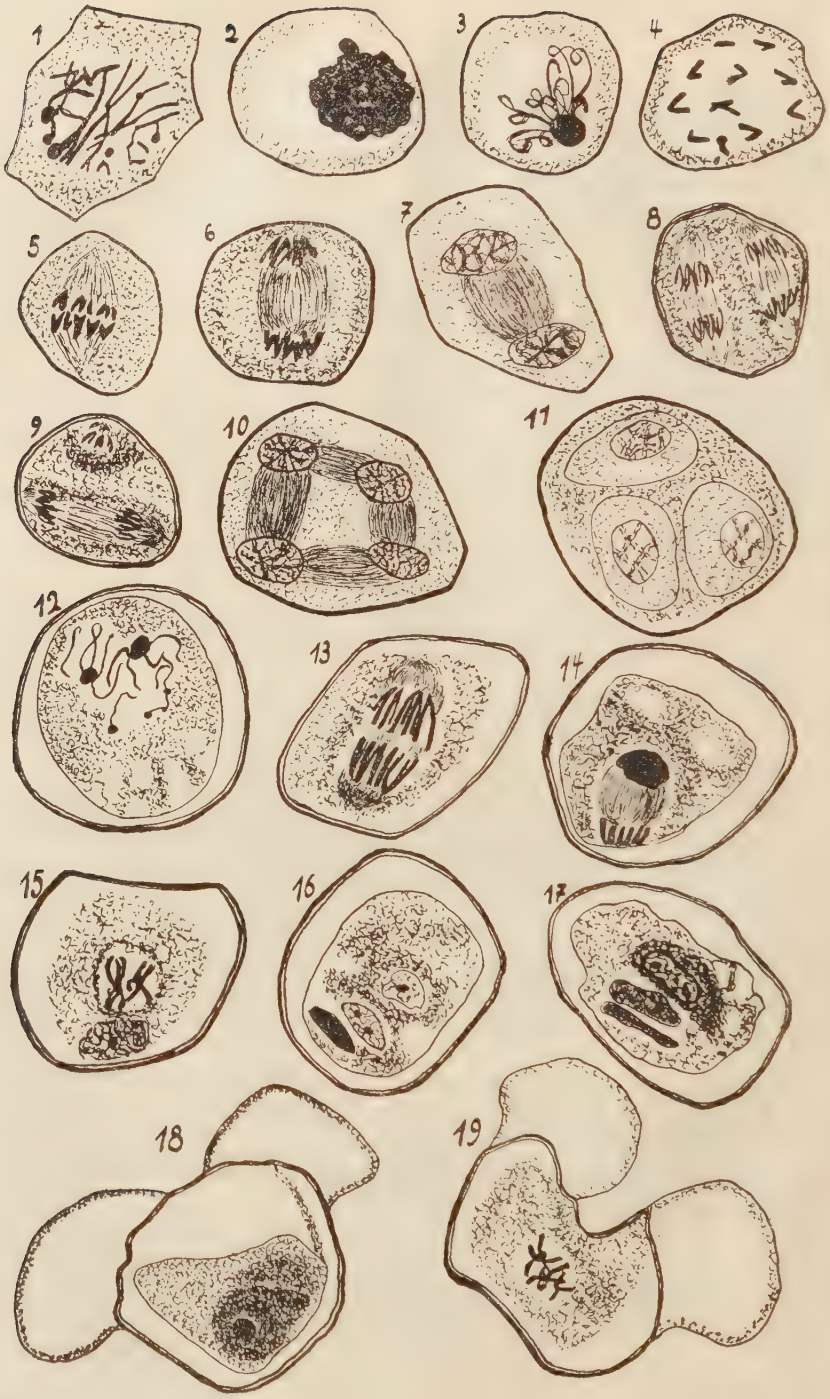
24. Eine Prothalliumzelle ist resorbiert; der vegetative Kern ist in den Pollenschlauch gewandert. (2. 4. 1933.) Vergr. 1200. Nur die spermatogene Zelle (Spg. Z.) ist sichtbar.
25. Desgl. mit Pollenschlauchkern. Vegetativer Kern = V. K. Vergr. 800.
26. Teilung der spermatogenen Zelle in Stiel- und Antheridiummutterzelle (A. M. Z.) ist erfolgt; die Zellen befinden sich noch im Pollen (25. 4. 1933). Mit Plasmaumhüllung. Vergr. 1200.
27.—28. Die Kerne folgen dem Pollenschlauchkern in den Pollenschlauch. (30. 4. 1933.) Vergr. 800.
29. Die Stielzelle (St. Z.) überholt die Antheridiummutterzelle (A. M. Z.) im Pollenschlauch. (15. 5. 1933.)
30. Stielzelle (St. Z.) zwischen Antheridiummutterzelle (A. M. Z.) und Pollenschlauchkern (V. K.). (20. 5. 1933.)
31. Die Kerne des unteren Pollenschlauchs kurze Zeit vor der Befruchtung (Vergr. von 40). (18. 6. 1933.) (Sp. K. = Spermakern).
32. Archegon mit 5 Halszellen und Zentralkern (10. 6. 1933). Vergr. 150.
33. Archegon mit irregulären Spindeln (18. 6. 1933).
34. Irreguläre Teilung des Zentralkerns (13. 6. 1933). Vergr. von Fig. 49.
35. Kernteilungsfigur des Bauchkanalkerns (18. 6. 1933). Vergr. 1200.
36. Mikropylarteil eines jungen Makrosporangiums mit gefingerter Nuzellusspitze kurz vor der Bestäubung; das Integument spitz dreizellig auslaufend.

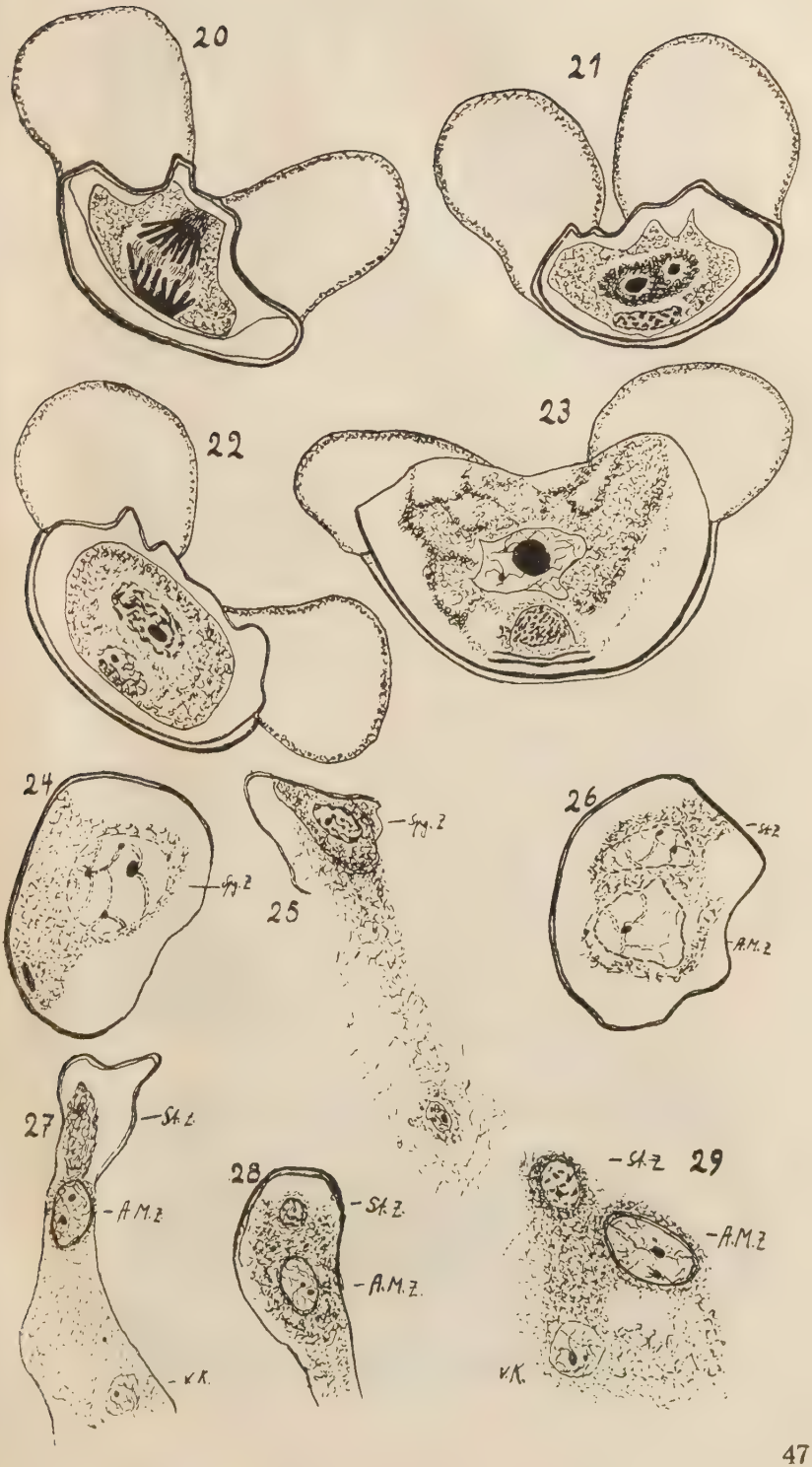
37. Stiel (b) — und Antheridiummutter (a)-Zelle im oberen Teil des Pollenschlauches, dem Pollenschlauchkern folgend. (30. 4. 1933.) (Der vegetative Kern ist im Bilde nicht sichtbar).
38. Der Stielkern (b) überholt den Antheridiummutterzellkern (a), Pollenschlauchkern (c). (15. 5. 1933.)
39. Pollenschlauch bald am Archegon angelangt; Antheridiummutterzelle hat sich geteilt. (25. 5. 1933.)
40. Pollenschlauch am Archegon angelangt; kurz vor der Befruchtung (18. 6. 1933).
41. Die Kerne im unteren Teil des Pollenschlauches vergrößert. Sp. = Spermakerne in gemeinsamer Plasmahülle, b = Stielzelle, c = vegetativer Kern.
42. Erste Teilung des befruchteten Eikerns (20. 6. 1933).
43. Archegon mit Bauchkanalzelle (18. 6. 1933).
44. Befruchtungsreife Eikerne und Teil des Pollenschlauches (18. 6. 1933).
45. Irreguläre Teilung des Zentralkerns (13. 6. 1933).
46.—50. Stadien in der Proembryoentwicklung (26. 6. 1933). Gleichzeitig die Anlage der Spindeln bei der Kernteilung zeigend.
48. Archegon mit 4 Proembryozellagen, außerdem am mikropylaren Ende Kernteilungsfigur und Empfängnishöhlung (E) zeigend.
50. Teilungsfigur der 4. Proembryozellage (Fig. 49 vergr.).
51. b = Basalplatte, r = Rosette.
51.—53. Beginnende Embryoentwicklung (26. 6. 1933).
54. Kotyledonen und Teil des Hypokotyls eines kurzen aber dicken Embryos französischer Provenienz. (27. 8. 35.) Gesamtlänge: 2,720 mm; Breite in Höhe der Plumula: 1,650 mm; Breite an der Radicula: 0,930 mm.
(Pl = Lage der Plumula; C = Kotyledonen.)
55. Teil des Hypokotyls mit Kotyledonen eines sehr schmalen, langen Embryos märkischer Provenienz. Die Maße dieses Embryos sind: Gesamtlänge: 3,640 mm; Länge der Kotyledonen: 0,840 mm; Breite in Höhe der Plumula: 0,378 mm; Breite der Radicula: 0,224 mm.
(C = Kotyledonen; H = Hypokotyl; Pl = Höhe der Plumula.) (27. 8. 35.)
56. Querschnitt durch Hypokotyl (H) eines gesunden Embryos, gleichzeitig auch durch Prothallium (Pr.) und Samenschale (S). (27. 8. 35.)
57. Querschnitt durch die 5 Kotyledonen eines normalen Embryos. (27. 8. 35.)
58. Schnitt durch männlichen Blütenzapfen. Zeigt die häufig verschiedene Entwicklungstendenz selbst benachbarter Pollensäcke.
59. Zeichnung eines degenerierten Embryos. Eine Mikrophotographie ließ sich hiervon wegen der gleichfalls braunen bis schwarzbraunen Färbung der umliegenden degenerierten Gewebe nicht anfertigen. × 75. (27. 8. 35.)

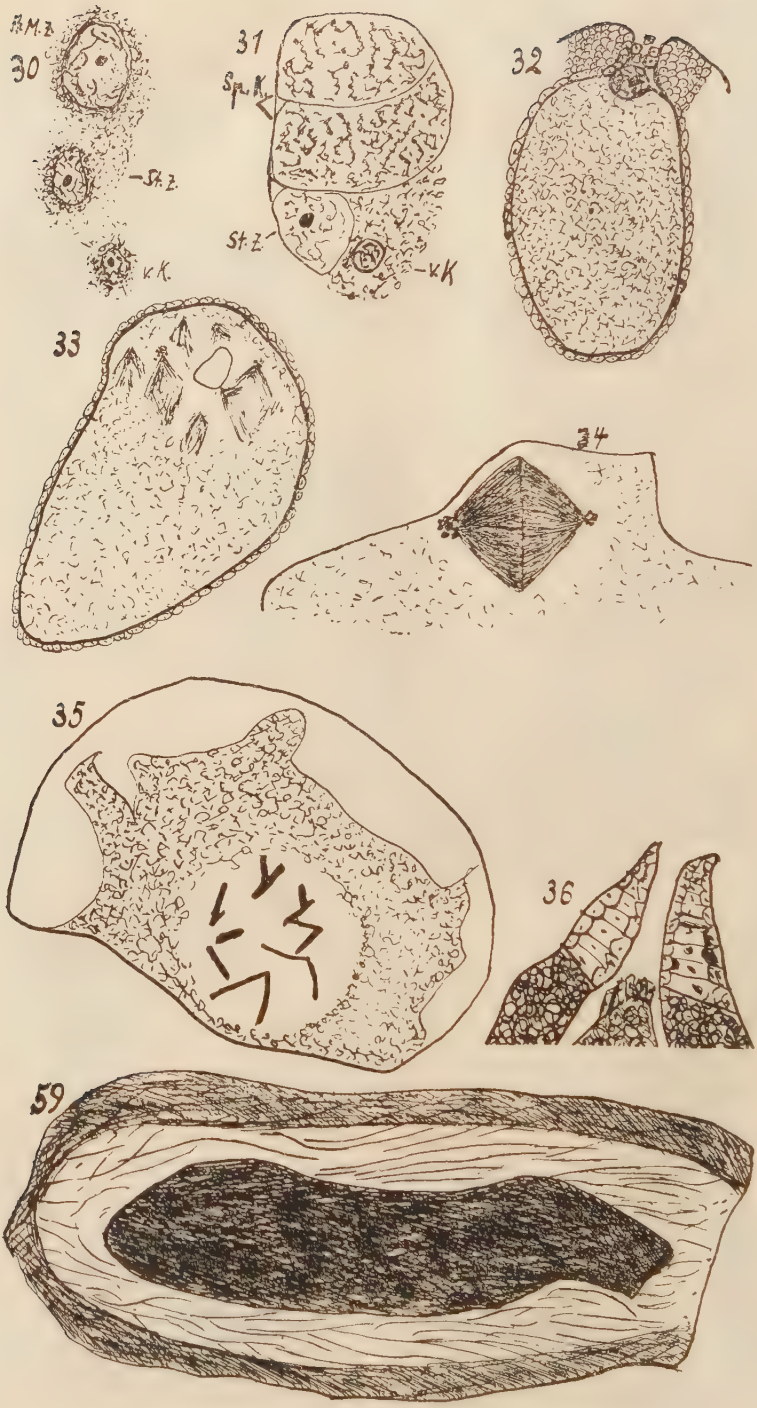
Die Figuren 1, 3, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 16, 18, 21, 26, 27, 29, 32; 33; 36, 38, 39, 42, 43, 46, 49, 50, 51, 53, 55, 57, 59 sind von Pinus silvestris märkischer Herkunft.

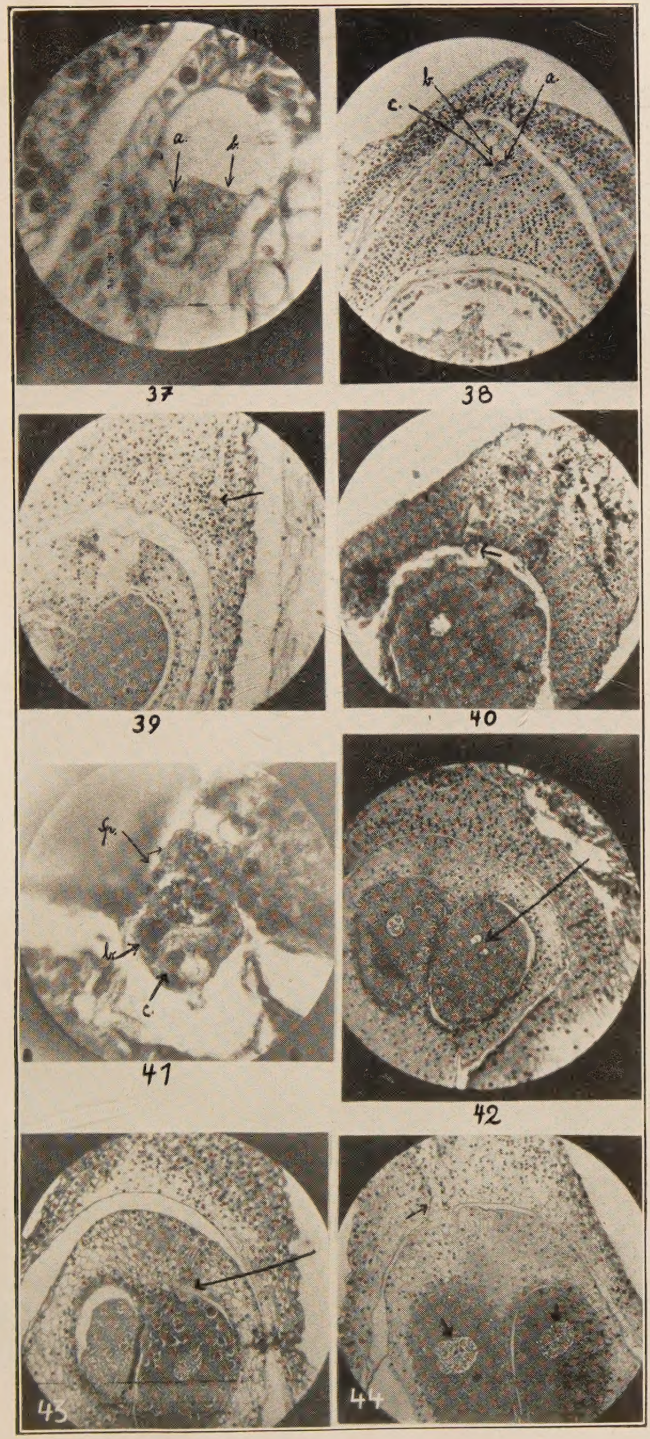
Die Figuren 2, 4, 5, 8, 12, 14, 15, 17, 19, 20, 22, 23, 24, 25, 28; 30; 31, 34, 35, 37, 40, 41, 44, 45, 47, 48 und 52, 54, 56, 58 stammen von der französischen Provenienz.

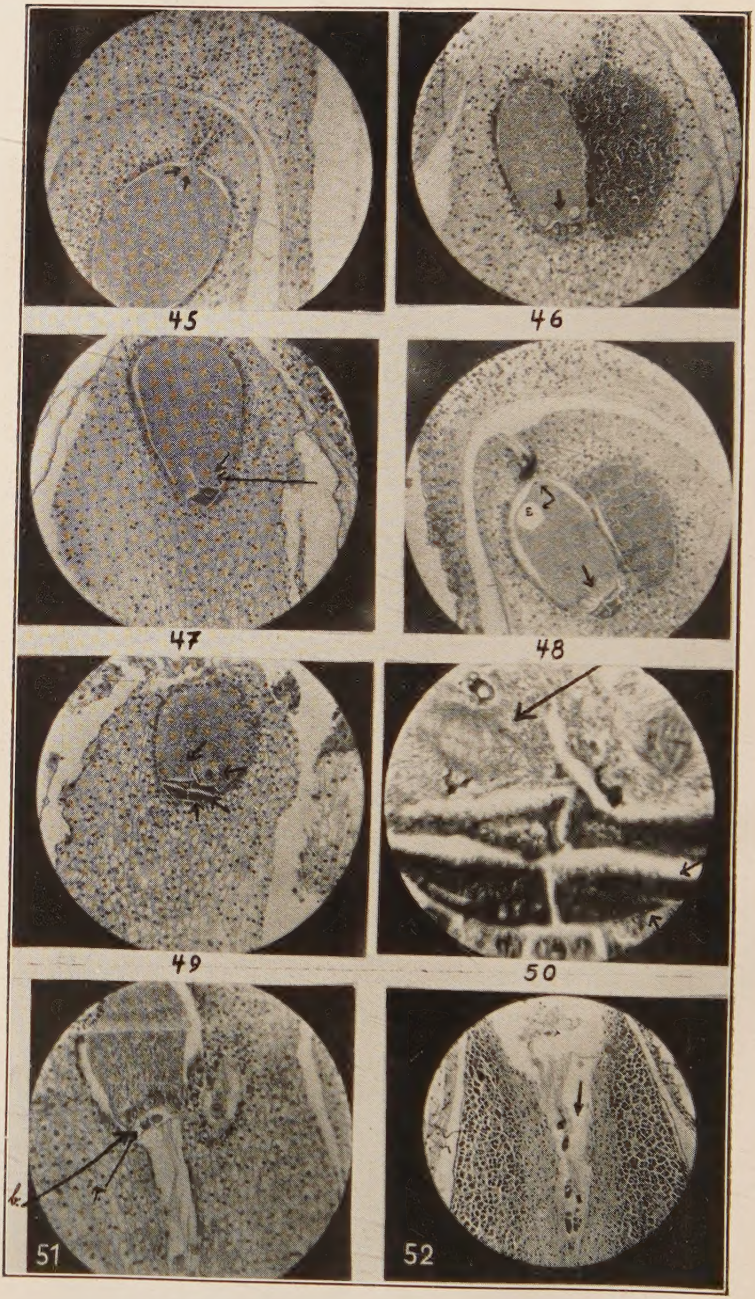
Die Abbildungen sind alle um $^1/_3$ verkleinert.

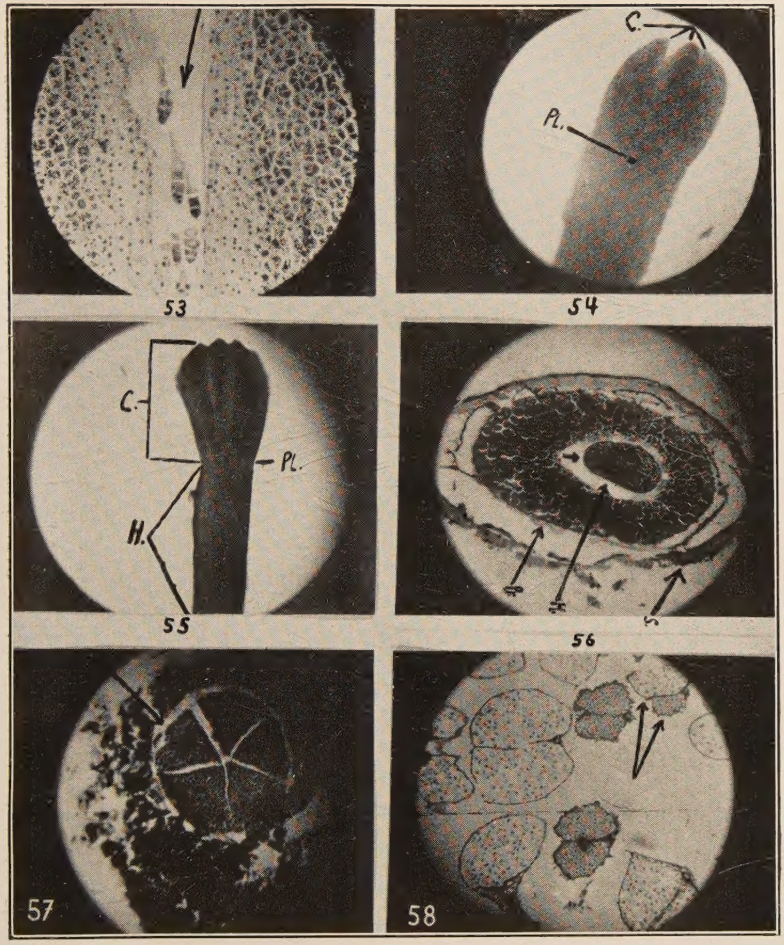

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19


20
21
22
23
24
fyl.z
25
fyl.z
26
Sk.z
A.M.z
27
Sk.z
A.M.z
V.K.
28
Sk.z.
A.M.z.
Sk.z
29
A.M.z
V.K.


A.M.Z.
30
St.Z.
v.K.
31
St.K.
St.Z.
v.K.
32
33
34
35
36
59


a.
b.
37
b.
a.
c.
38
39
40
fr.
br.
c.
41
42
43
44


45
46
47
48
49
50
51
52


C.
Pl.
53
54
C.
Pl.
H.
55
56
57
58

Lebenslauf.

Am 20. November 1907 wurde ich, Gerhard Vogel, in Halberstadt/Harz als Sohn des Malermeisters Hermann Vogel geboren.

Katholischer Konfession, besuchte ich zunächst die Katholische Volksschule, um darauf in die Sexta des Realgymnasiums überzutreten. Diese Anstalt verließ ich Ostern 1927 mit dem Reifezeugnis. Ich studierte zunächst in Münster i. W. ein Semester die Rechtswissenschaften und trat dann im Oktober 1927 in die Kaiser-Apotheke in Magdeburg als Praktikant ein. Mein Assistentenjahr absolvierte ich vom Oktober 1929 bis Oktober 1930 in der Rosegger-Apotheke zu Berlin-Neukölln.

Hierauf begann ich mein pharmazeutisches Studium, das ich September 1932 abschloß, um mich hierauf der mir von Herrn Professor Dr. Schürhoff gestellten Promotionsarbeit zu widmen.

Meine naturwissenschaftlichen und philosophischen Lehrer waren die Herren Professoren:

Anselmino, Diels, Gilg, Mannich, Mayer, Noack, Sabalitschka, Schürhoff, sowie Herr Privatdozent Dr. Bodendorff.

Auch an dieser Stelle möchte ich allen Herren, die meine Ausbildung bis hierher gefördert haben, meinen wärmsten Dank aussprechen.